R 3835

ISSN 0395—7217

Per-8-p-35

Avril 1990
Trimestriel

fascicule 1

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

MUS. NAT. HIST. NAT.
PHANÉROGAMIE
PARIS

Tome 21

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

Bureau pour l'année 1990 :

Président : P. OZENDA, Botanique et Biologie Végétale, Université de Grenoble, B.P. 68, 38402 Saint-Martin-d'Hères Cedex. Tél. : 76.90.11.94

Vice-Présidents : F. RAMADE, Laboratoire de Zoologie, Université Paris-Sud, 91405 Orsay Cedex. Tél. : 69.41.78.96

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille. Tél. : 91.04.16.33 - Fax : 91.04.16.35

Présidents honoraires : G. LEMEE, P. GRISON, J.A. RIOUX, Cl. DELAMARE DEBOUTEVILLE, G. RICOU, M. LAMOTTE.

Secrétaire Général : P. JOUVENTIN, C.E.B.A.S.-C.N.R.S., Villiers en Bois, 79360 Beauvoir-sur-Niort. Tél. : 49.09.61.11 - Fax : 49.09.65.26

Secrétaire-Général adjoint : E. GARNIER SILLAM, Université Paris XII. Laboratoire de Biologie des Populations et de Zoologie, Biologie des Eaux et des Sols, avenue du Général de Gaulle, 94000 Créteil. Tél. : 48.98.91.44

Trésorier : H. MAURIN, Secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex. Tél. : 40.79.32.74 - Fax : 43.36.13.39

Trésorier ajoint : A. CANARD, Université de Rennes I, Laboratoire de Zoologie et Ecophysiologie, avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex. Tél. 99.28.61.56

Chargés de mission :

P. JULVE, Station Internationale de Phytosociologie, Haendries, 59270 Bailleul. Tél. : 28.49.00.83

P. LAGAUTERIE, D.R.A.E. Haute Normandie, Immeuble Blaise Pasca, 22, place Gadeau de Kerville, 76100 Rouen. Tél. 35.72.44.33

S. MULLER, Botanique et Ecologie Végétale, Institut National Agronomique, 16, rue Claude Bernard, 75230 Paris Cedex 05. Tél. : 40.37.15.50

Bulletin d'Écologie :

Directeur de la publication : P. BLANDIN, Laboratoire d'Ecologie Générale, M.N.H.N., 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy.

Fabrication du Bulletin : R. DAJOZ, Laboratoire d'Ecologie Générale, M.N.H.N., 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy. Tél. : 60.46.48.51

Conseil pour l'année 1990 :

BARBAULT R., Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex. Tél. : 43.29.12.25

BELLAN SANTINI D. (adresse ci-dessus).

BONIN G., Université de Provence, Centre St. Jérôme, Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne, avenue E. Normandie Niemen, 13397 Marseille Cedex. Tél. : 91.28.84.37 - Fax : 91.02.05.50

CANARD A. (adresse ci-dessus).

CANCELA DA FONSECA J.P., Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau. Tél. : 64.22.37.40

CARTON Y., Laboratoire de Biologie et Génétique Évolutive, C.N.R.S., 91198 Gif-sur-Yvette. Tél. : 69.82.37.11

CORRE J.J., Laboratoire de Systématique et Géobotanique Méditerranéenne, Institut de Botanique, 163, rue Auguste Broussonet, 34060 Montpellier Cedex. Tél. 67.63.17.93

DELPECH R., 1 rue Henriette, 92140 Clamart. Tél. : 90.95.00.32 -90.30.70.79

ELKAIM B., Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12, rue Cuvier, 75002 Paris. Tél. : 43.36.25.25

GARNIER SILLAM E. (adresse ci-dessus)

GILLET P., Laboratoire de Zoologie et Ecologie Marine, 3, place André Leroy, B.P. 808, 49005 Angers Cedex.

GIRARD C., Botanique-Ecologie Végétale, Institut Nationale Agronomique, 78850 Thiverval Grignon. Tél. : 30.54.45.10 - Fax : 30.54.94.54

GRENOT C., Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05. Tél. : 43.29.12.25

GUELORGET O., Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cesdex. Tél. : 67.63.91.44

JEANSON C., Laboratoire d'Ecologie Générale, M.N.H.N., 4, avenue du Petit Château, 91800 Brunoy. Tél. : 60.46.48.41

JOUVENTIN P. (adresse ci-dessus)

JULVE P. (adresse ci-dessus)

LAGAUTERIE (adresse ci-dessus)

LAZARE J.J. Centre d'Ecologie Montagnarde de Gabas, 64440 Laruns. Tél. : 59.05.32.11

MAURIN H. (adresse ci-dessus)

MULLER S. (adresse ci-dessus)

OZENDA P. (adresse ci-dessus)

PAUTOU G., Botanique et Biologie Végétale, Université de Grenoble, B.P. 68, 38402 St. Martin-d'Hères Cedex. Tél. : 75.51.46.00

RAMADE F. (adresse ci-dessus)

TESTARD P., Département de Biologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75230 Paris Cedex 05. Tél. : 43.29.12.25

TREHEN P., Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan le Grand. Tél. : 99.07.81.81

Per-G-p-86

Avril 1990
Trimestriel

fascicule 1

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

MUS. NAT. HIST. NAT.
PHANÉROGAMIE
PARIS

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE
Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976

SECRÉTARIAT GÉNÉRAL
C/O Secrétariat «Faune Flore»
57, rue Cuvier, 75231 PARIS Cedex 05
Tél. 336.54.32

Tome 21

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
33001004085275

Inv. 11 988

BULLETIN D'ÉCOLOGIE
— *Tome 21 - N° 1* — Avril —

SOMMAIRE

J.A. RIOUX, J. DEREURE, J. PERIÈRES.— Approche écologique du «risque épidémiologique». L'exemple des leishmanioses 1

G. CUSSET, R. MAKANY, B. ELKAIM. — La distribution des abondances spécifiques après immigration 11

D. MITJA, H. PUIG. — Phytomasse de la strate herbacée de cinq jachères en zone de savane humide (Booro-Borotou, Côte d'Ivoire) 19

M. KARAMAOUNA. — On the ecology of the soil Macroarthropod community of a Mediterranean pine forest (Sophiko, Peloponnese, Greece) 33

B. DOCHE. — Les successions articulées autour des landes à *Calluna vulgaris* dans le Massif central français. Comparaisons avec quelques autres systèmes à Ericacées 43

J. ANDRÉ, P. GENSAC, M. GAUTIER. — La régénération dans la pessière à myrtille. Description préliminaire de deux stations dans les Alpes septentrionales internes 51

Résumés de thèses 63

Analyses d'ouvrages 69

Vie de la Société 73

CONTENTS

J.A. RIOUX, J. DEREURE, J. PERIÈRES. — The types of eco-épidemiological risk in the leishmaniasis 1

G. CUSSET, R. MAKANY, B. ELKAIM. — A new model of abundance distribution after immigration 11

D. MITJA, H. PUIG. — Phytomass of the herbaceous layer of five fallows in the humid savana (Booro-Borotou, Ivory Coast) 19

M. KARAMAOUNA. — On the ecology of the soil Macroarthropod community of a Mediterranean pine forest (Sophiko, Peloponnese, Greece) 33

B. DOCHE. — The plan succession which depend on Calluna vulgaris heathlands (Massif central, France). Comparisons with others Ericacaceae heathlands 43

J. ANDRÉ, P. GENSAC, M. GAUTIER. — Regeneration in a spruce forest with bilberries. Case of two stations in the internal Northern Alps 51

Summary of thesis 63

Book Reviews 69

Life of the Society 73

APPROCHE ÉCOLOGIQUE DU «RISQUE ÉPIDÉMIOLOGIQUE». L'EXEMPLE DES LEISHMANIOSES*

par J.A. RIOUX, J. DEREURE et J. PERIÈRES

Laboratoire d'Écologie médicale et Pathologie parasitaire
Faculté de Médecine — 34000 MONTPELLIER

MOTS-CLÉS : Risque écoépidémiologique - *Leishmania* spp. - Leishmanioses cutanées et viscérales.

RÉSUMÉ
(Travail original)

Poursuivant leur réflexion conceptuelle et méthodologique sur la structure et la dynamique des foyers de leishmanioses cutanées et viscérales, les auteurs développent la notion de «risque éco-épidémiologique», dans ses trois composantes, spatiale, temporelle et humaine. L'approche écologique paraît bien adaptée à de tels objectifs. Elle permet d'aborder avec succès différentes opérations à finalité pratique, qu'il s'agisse de zonage bioclimatique, d'identification mésologique des sites de transmission, d'individualisation des groupes humains à risque, de démographie, d'éthologie ou de chorologie des populations de Phlébotomes vecteurs et de Mammifères réservoirs. De caractère holistique mais n'en pénétrant pas moins au coeur des processus et des mécanismes, ce type d'analyse permet de proposer aux décideurs des stratégies de lutte, de prévention et de surveillance, réalistes et efficaces. Des exemples concrets, résultats d'enquêtes ***in natura****, illustrent la démarche.*

Si l'approche écologique, tant structurale que dynamique, des «complexes pathogènes» nécessite un grand nombre de données, recueillies sur plusieurs sites de contamination et plusieurs cycles de transmission, les impératifs opérationnels obligent souvent l'épidémiologiste à fournir, dans les meilleurs délais, un faisceau d'informations «utiles», c'est-à-dire aisément manipulables par les décideurs. L'emploi raisonné de la notion de «risque» répond à ces impératifs. Elle permet d'estimer et de hiérarchiser les différents «facteurs favorisants», directs ou indirects, de les traduire en termes de paramètres, puis d'«indicateurs». Une nouvelle fois l'Écologie trouve sa justification pratique en intervenant efficacement dans l'élaboration de stratégies de lutte ou d'intervention, qu'il s'agisse de pathologies humaine ou animale. C'est donc de l'approche écologique du «risque épidémiologique» dont il sera question ici. L'exemple des leishmanioses, zoonoses complexes et diversifiées, dues à des Protozoaires flagellés transmis par des Insectes vecteurs, les Phlébotomes, nous servira à illustrer ce propos.

En matière de leishmanioses viscérales (LV) ou cutanées (LC), le «risque» peut être analysé sous trois rubriques : spatiale, temporelle et populationnelle.

* Conférence prononcée lors de l'assemblée générale de la Société d'Écologie.

KEY-WORDS : Eco-epidemiological risk - *Leishmania* spp. - Leishmaniases.

SUMMARY
(Original scientific paper)

The types of eco-epidemiological risk in the leishmaniasis

Proceeding with the study on structure and dynamics of ***Leishmania*** *spp. zoonotic on anthroponotic foci, the authors bring up the concept of «eco-epidemiological risk», with its three components : spatial, temporal and human. They recommend the ecological approach as well adapted to such analysis : bioclimatic zonation, mesological identification of transmission sites, chorology, ethology and demography of phlebotomines and reservoirs populations, identification of exposed human groups. This comprehensive approach can lead to efficient and realistic control, prevention and surveillance strategies.*

I — RISQUE SPATIAL

Sous le vocable «espace», nous entendons des zones géographiquement et écologiquement définies, dans lesquelles se déroule le processus de transmission (PAVLOWSKI, 1964). Ces zones sont assimilables aux «foyers d'infection». Elles peuvent être perçues à différentes échelles et décrites à l'aide d'indicateurs écologiques tels que macroclimat (EMBERGER, 1955), altitude, géomorphologie, pédologie, végétation spontanée (RIOUX et coll., 1969), occupation humaine. L'établissement de cartes thématiques particulières, dites nosoécologiques, constitue la phase ultime du zonage (RIOUX et coll., 1981). Ces cartes précisent les limites et l'organisation interne des foyers. A la fois analytiques et synthétiques, elles constituent un outil de travail pour l'écologue spécialiste des cycles leishmaniens, un guide pratique pour l'hygiéniste chargé des enquêtes en Santé publique et un instrument de décision pour l'organisme central responsable des opérations de lutte et de prévention.

A — *PETITES ÉCHELLES*

Le niveau de perception des petites échelles (1.000.000ème et 500.000ème) correspond aux grandes zones à risque c'est-à-dire aux «macrofoyers leishmaniens» des éco-épidémiologistes. Dans plusieurs types de leishmanioses, de l'Ancien ou du Nouveau Monde (*Leishmania infantum, L. major, L. tropica, L. guyanensis*), cet espace peut être décrit sur la base des densités vectorielles (concept de «précellence vectorielle»), corrélées aux zones bio- ou phytoclimatiques (concept de «liaison triangulaire», Fig. 1), (RIOUX et coll., 1977).

Ainsi au Maroc, la distribution des Phlébotomes selon les strates bioclimatiques (SAUVAGE, 1963), a permis de désigner les étages à risque pour les leishmanioses viscérales et cutanées (*L. infantum, L. major* et *L. tropica*). Les échantillonnages ont été conduits selon la technique des pièges adhésifs (P/m^2), tendus le long d'itinéraires-transects (RIOUX et coll., 1973). Les données ont été soumises à l'analyse des correspondances espèces-stations (RIOUX et coll., 1984, Fig. 2). Pour deux de ces affections, les preuves définitives ont été apportées par l'isolement intravectoriel de souches, suivi du typage enzymatique. Aux étages perariде et aride, *Phlebotomus papatasi* constitue le «vrai» vecteur de *L. major* MON-25 (RIOUX et coll., 1986a). A l'étage semiaride *P. sergenti* héberge *L. tropica* MON-107. Dans les deux cas, la valeur probative de la méthode a pu être confirmée : 1) la région de Ouarzazate, vaste plateau colluvial pliopléistocène, paraît protégée du Grand Désert par les hauts massifs de l'Anti-Atlas et du Djebel Sahro. Le bioclimat perariде s'y

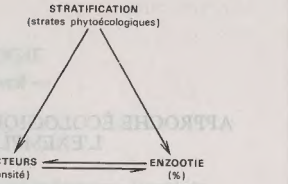


FIG. 1. — Liaisons triangulaires et stratification phytoécologique dans la Leishmaniose canine à *Leishmania infantum* (d'après RIOUX et coll., 1977).

Triangular linkages and phytoecological stratification within canine Leishmanosis to Leishmania infantum.

manifeste cependant sous la forme d'une enclave de quelques 2.500 km^2 (Fig. 3). A l'instar des palmeraies de la basse vallée du Dra, les conditions écopathologiques favorables à *L. major* s'y retrouvent. De fait en 1988-1989, c'est-à-dire plus de dix ans après la vague de LC zoonotique de la région présaharienne de Tata, les douars des environs immédiats de

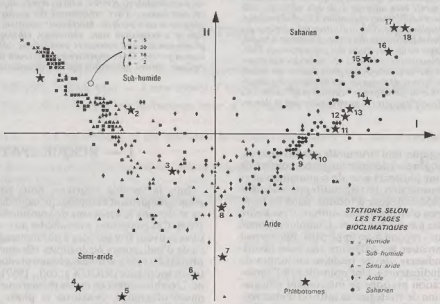


FIG. 2. — Ordination Phlébotomes-stations. L'exemple du Maroc. Échantillonnage par pièges adhésifs selon la technique des itinéraires-transects. Regroupement bioclimatique des espèces.

1 – *Phlebotomus ariasi*; 2 – *Sergentomyia minuta* ; 3 – *P. longicuspis* ; 4 – *P. perfiliewi* ; 5 – *P. chadlii* ; 6 – *P. mariae* ; 7 – *P. chabaudi* ; 8 – *P. sergenti* ; 9 – *S. fallax* ; 10 – *S. dreyfussi* ; 11 - *P. alexandri* ; 12 – *P. papatasi* ; 13 – *S. clydei* ; 17 - *S. antennata* ; 18 – *S. africana* (d'après RIOUX et coll., 1984).

Ordination of Phlebotomus stations. The example of Morocco. Sampling using adhesive traps through the itinerary-transect method. Bioclimatic grouping of species.

1 - Phlebotomus ariasi ; 2 - Sergentomyia minuta ; 3 - P. longicuspis ; 4 - P. perfiliewi ; 5 - P. chadlii ; 6 - P. mariae ; 7 - P. chabaudi ; 8 - P. segenti ; 9 - S. fallax ; 10 - S. dreyfussi ; 11 - P. alexandri ; 12 - P. papatasi ; 13 - S. clydei ; 17 - S. antennata ; 18 - S. africana (according to RIOUX and coll. 1984).

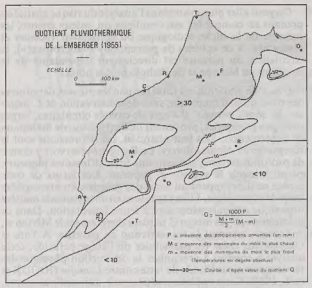


FIG. 3. —Stratification bioclimatique du Maroc. Les sites des transmission de *Leishmania major* se situent dans les étages peraride et aride. Cette constatation permet de considérer la plaine de Marrakech (aride), comme une zone à «risque leishmanien» non négligeable (O : Ouarzazate, T : Tata, M : Marrakech) (d'après SAUVAGE, 1963 et RIOUX et coll., 1984).

*Bioclimatic stratification of Morocco. Transmission sites of **Leishmania major** are located in the perarid and arid layers. The fact makes it possible to consider the Marrakech plain (arid) as a undeniable leishmaniasis risk zone (O : Ouarzazate ; T : Tata, M : Marrakech) (according to SAUVAGE, 1963 and RIOUX and coll., 1984).*

Ouarzazate ont été, pour la première fois, le siège d'une explosion épidémique. Dans ces localités, la stratégie de lutte mise au point à Tata a pu être appliquée avec succès, 2) sur les contreforts septentrionaux du Haut-Atlas, entre 800 et 1 000 mètres, le foyer de LC à *L. tropica* d'Azilal-Tanent occupe préférentiellement l'étage phytoécologique du Thuya de Barbarie (*Tetraclinis articulata*). Toutefois, quelques douars infectés s'observent encore vers 700 m, à l'étage aride du Gommier (*Acacia gummifera*). Or, au voisinage de l'Océan, cette essence est remplacée par son vicariant, l'Arganier (*Argana spinosa*). C'est précisément grâce à ce nouvel indicateur qu'un site actif a pu être dépisté, entre Essaouira et Agadir, à quelques 300 km à l'ouest d'Azilal.

En Cévennes méridionales (Sud de la France), l'application de ces mêmes concepts a permis d'établir la corrélation *P. ariasi-L. infantum*. L'échantillonnage quantitatif des vecteurs (P/m^2) et du réservoir canin (immunofluorescence indirecte, IFI) a conduit à circonscrire le risque maximal à l'étage mésoméditerranéen à *Quercus ilex* et *Q. pubescens* (Fig. 4). Dans ces étages s'observent les plus fortes densités de *P. ariasi* et les taux de prévalences canines les plus élevés (CROSET et coll., 1977 ; LANOTTE et coll., 1978, Tableau I et Fig. 5).

Dans le cas de figure idéal où des prospections exhaustives permettent d'échantillonner concomitamment le vecteur et le réservoir, les liaisons peuvent être établies directement, sans passer par l'indicateur. Il en fut ainsi pour la leishmaniose viscérale (LV) canine en Corse (BEATI et coll., 1990). Deux séries d'enquêtes parallèles, réalisées sur la base d'un maillage cartographique optimisé, ont montré une bonne corrélation entre les densités de *P. perniciosus* (P/m^2) et les séroprévalences de LV canine (IFI). La Corse nord-orientale (Cap, Balagne, Castagniccia), à forte densité vectorielle, est apparue comme la zone à risque maximal vis-à-vis de *L. infantum* (Fig. 6).

TABLEAU I

***Corrélations Leishmaniose canine** — Phlebotomus ariasi en Cévennes. L'étage de la chênaie mixte et, à un moindre degré, l'étage de la chênaie caducifoliée, constituent une vaste zone à risque pour Leishmania infantum (d'après LANOTTE et coll., 1978).*

*Correlations between canine Leismaniosis and **Phlebotomus ariasi** in the Cévennes.*
*The mixed oak forest layer and, to a lesser extent, the deciduous oak forest constitute a vast zone at risk for **Leishmania infantum** (according to LANOTTE and coll., 1978).*

Etages de végétation	Leishmaniose canine (%)	*Phlebotomus ariasi* (densité au m^2)
Chênaies d'Yeuses de plaine	0,3	4,98
Chênaies d'Yeuses montagnardes et chênaies mixtes	4,6	26,75
Chênaies à feuilles caduques	3,4	16,93
Hêtraies	0	0,55

B — *MOYENNES ET GRANDES ÉCHELLES*

La deuxième situation, correspond *pro parte* aux niveaux des moyennes et grandes échelles. Elle fait référence au «paysage écopathologique» c'est-à-dire, à un ensemble d'écosystèmes interactifs dans lequel évoluent le parasite et ses hôtes. Cet espace peut être assimilé au «mésofoyer» des écoépidémiologistes.

Au Maroc présaharien, le complexe «douar-palmeraie», propice à la fois au Gerbillidae réservoir, *Meriones shawi grandis*, et au vecteur *P. papatasi*, constitue un habitat favorable à *L. major* (RIOUX et coll., 1986 a, b, c). En raison de son besoin impérieux en eau libre, *M. shawi* reste confiné au milieu oasien. Son adaptation à l'environnement humain est d'ailleurs facilité par un comportement alimentaire particulier. Il peut sans difficultés remplacer la nourriture verte par des déchets alimentaires divers, voire des excréments humains. En Algérie, en Tunisie et en Libye la mise en valeur agricole des terres arides, ou/et le développement de chantiers de constructions agissent dans le même sens vis-à-vis de *M. shawi shawi* et, accessoirement, de *Psammomys obesus* : dans ces foyers, le rôle favorisant de l'Homme a permis à *L. major* de se développer sur le mode épidémique (ASHFORD et coll., 1977 ; BELAZZOUG, 1983 ; RIOUX et coll., 1986c).

Sur le versant méridional du Massif central français, le mésofoyer à *L. infantum* correspond à l'habitat rural traditionnel, en situation de mi-pente. Une analyse séquentielle

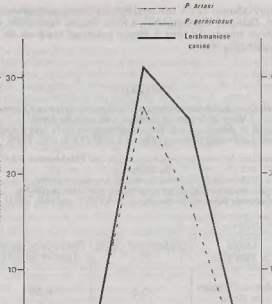


FIG. 5. — Corrélation fréquence de la leishmaniose canine — densité de *Phlebotomus ariasi* par étages de végétation en Cévennes (d'après RIOUX et coll., 1977).

Frequency correlation between canine Leishmaniasis and density of ***Phlebotomus ariasi*** *per vegetation layer in the Cévennes (according to RIOUX and coll., 1977).*

des Phlébotomes, selon la technique des itinéraires-transects, montre effectivement qu'à ce niveau les populations de *P. ariasi* accusent leur abondance maximale (RIOUX et coll., 1980, Fig. 7).

En zone perhumide latino-américaine, le complexe *L. guyanensis* reste localisé à la canopée de la sylve ombrophile, strate où se concentrent les réservoirs (*Choloepus* sp.) et les vecteurs (*Lutzomyia* spp.). En Guyane française, aux environs de Cayenne, la création d'une zone de protection, par déforestation contrôlée périurbaine, a permis de lutter efficacement contre la LC à *L. guyanensis* s.st., devenue endémique dans une population d'émigrés récents (LE PONT et PAJOT, 1981). De même, dans les vallées humides du Nord de la Colombie, l'installation de pâturages à Bovins sur des espaces déforestés a fait diminuer la fréquence des LC à *L. panamensis* dans les fermes et les villages ainsi aménagés : les Paresseux réservoirs et les *Lutzomyia* vecteurs sont restés cantonnés à la forêt, à plusieurs centaines de mètres des premières habitations.

A l'inverse, *L. infantum* (= *L. chagasi*) se répand actuellement dans toute l'Amérique latine à la faveur de l'aridification elle-même conséquence de la surexploitation forestière ou des cultures sur brûlis. Le vecteur, xérophile et anthropophile, *Lutzomyia longipalpis*, rare ou absent dans la pluvisylve, se développe abondamment autour des habitations, dans les sites ainsi ouverts.

On peut aller plus avant dans l'analyse du risque spatial en prenant en compte les micromilieux ou, mieux encore, les secteurs de la niche écologique où cohabitent vecteurs et réservoirs. A ce «niveau de perception» («microfoyer»), la circulation du parasite est directement dépendante de la structure du biotope et de l'éthologie des hôtes.

Une telle situation est illustrée par les «fosses dépotoirs» des oasis du Sud marocain, sites de conservation de *L. major* sur *M. shawi grandis*. Il s'agit de cavités circulaires, larges mais peu profondes, provenant de l'extraction de matériaux de construction. Dès leur abandon, ces dépressions sont le réceptacle de déchets divers. Le Rongeur-réservoir y creuse de profonds terriers, abritant une foule d'Insectes piqueurs, parmi lesquels le vecteur *P. papatasi*. Les larves de cette espèce se développent au fond des galeries, en atmosphère humide et tempérée. Elles y trouvent en abondance la matière organique animale nécessaire à leur alimentation. Dans ce même biotope, les imago ♀ piquent directement le Mérion et, ce faisant, assurent la transmission du parasite. A Tata et Ouarzazate, dans les palmeraies de l'étage peraride, cette analyse a conduit à préconiser la destruction physique des terriers comme méthode de lutte contre *L. major* (RIOUX et coll., 1982). Cette opération se poursuit, aujourd'hui encore, avec succès.

Plus difficile, mais tout aussi importante pour la délimitation du microfoyer, est l'estimation du rayon de dispersion du vecteur à partir du réservoir infestant. En Cévennes méridionales dans le foyer à *L. infantum*, la méthode marquage-recapture a permis de répondre à la question. Dans la moyenne vallée de l'Hérault, sur 1.800 *P. ariasi* ♀, piégés puis relâchés après marquage aux poudres fluorescentes, 46 ont été recapturés à 2200 m, lâché en versant sud, à l'altitude de 450 m, avait franchi un col à 632 m, pour redescendre à 520 m en versant Nord (RIOUX et coll., 1979 ; KILLICK-KENDRICK et coll., 1984).

II — RISQUE TEMPOREL

A l'instar des zones à risque, les «périodes à risque» se définissent à plusieurs échelles de temps. Nous ne parlerons ici que du long (pluriannuel) et du moyen (saisonnier) termes.

A — *LONG TERME*

En région subsaharienne, tant au nord qu'au sud du Grand Désert, les cycles humides bi- ou tri-annuels, entrecoupés de longues périodes sèches, sont souvent responsables des vagues de LC zoonotiques à *L. major*. Le processus d'épidémisation peut être conçu comme la suite cathénaire suivante : «pluies → développement végétatif (production primaire) → pullulation des Gerbillidae-réservoirs (consommateurs primaires) et des vecteurs (saprophages-ectoparasites) → épizootie (Rongeurs) → épidémie (Homme)». Ce phénomène a pu être observé au Sud du Maroc, dans le Gouvernorat de Tata. Deux années avant la vague épidémique de 1980-1982, la pluviométrie annuelle avait dépassé les 200 mm (moyenne 80 mm) (RIOUX et coll., 1986b).

En bioclimats humides et perhumides, les fluctuations pluriannuelles sont moins perceptibles. Toutefois, dans le Midi de la France, soumis depuis quelques années à des étés secs et chauds, l'incidence de la LV canine à *L. infantum* a sensiblement augmenté.

FIG. 4. — (d'après RIOUX et coll., 1969).

ÉTAGES DE VÉGÉTATIONS

(d'après REY)

CORRÉLATIONS AVEC LA DENSITÉ DU VECTEUR *PHLEBOTOMUS ARIASI* ET LES TYPES ÉPIDÉMIOLOGIQUES DE LEISHMANIOSES

Etages de végétations	Densités de *Phlebotomus ariasi*	Types épidémiologiques
Chêne pubescent (*Quercus pubescens*)	Elevée	Leishmaniose stable
Châtaie mixte (*Q. ilex* et *Q. pubescens*)		
Chêne vert (*Quercus ilex*)	Moyenne	Leishmaniose instable
Pin d'Alep (*Pinus halepensis*)		
Chêne pédonculé (*Quercus pedunculata*)	Faible	Leishmaniose sporadique
Chêne sessile (*Quercus sessiliflora*)		
Pin Sylvestre (*Pinus sylvestris*)		
Hêtre (*Fagus silvatica*)		
Aulne (*Aulnus glutinosa*)		
Végétation halophile	= 0	Leishmaniose importée

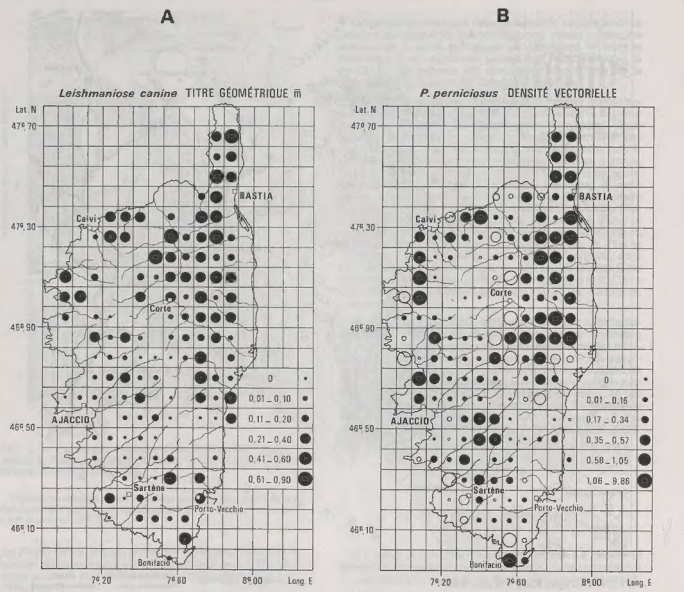


FIG. 6a et 6b. — Corrélations leishmaniose canine — *Phlebotomus perniciosus* en Corse. Le secteur Nord-oriental (Cap, Nebbio, Castagniccia, Balagne) constitue la zone à risque pour *Leishmania infantum* (d'après BEATI et coll., 1990).

Correlations between canine Leishmaniosis and ***Phlebotomus perniciosus*** *in Corsica. The north east sector (Cape, Nebbio, Castagniccia, Balagne) constitutes a* ***Leishmania infantum*** *risk zone (according to Beati and coll., 1990).*

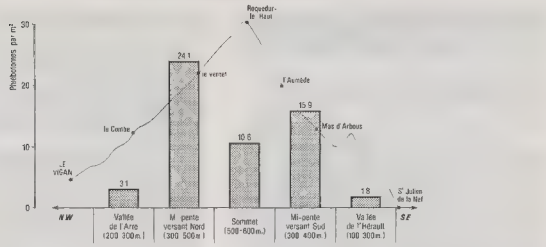


FIG 7. — En Cévennes méridionales, les densités maximales de *Phlebotomus ariasi* s'observent à flanc de coteau, aussi bien en versant sud que nord. Les fonds de vallée -(inversion thermique) et les cols (vents) sont relativement pauvres Par dispersion active, cette espèce se localise dans les sites de mi-pente, où se situe la zone à risque de transmission maximal (d'après RIOUX et coll., 1980).

In the southern Cévennes, maximal density of ***Phlebotomus ariasi*** *can be seen both on hillsides and on southern and northern slopes Valley bottoms (thermal inversion) and cols (winds) are relatively poor Through active spreading, this species settles in areas at mid-slope where the transmission risk is highest (according to RIOUX and coll , 1980).*

B — *COURT TERME*

La «saison à risque» correspond *pro parte* à la période d'activité des Phlébotomes adultes. De sa connaissance dépend l'efficacité des campagnes de lutte (rythme d'épandages insecticides) et la qualité des conseils de protection (évitement des foyers en période de transmission). Les caractéristiques de cette période, c'est-à-dire sa durée et sa situation, doivent donc être établies avec précision. L'analyse éthologique et écophysiologique des vecteurs le permet. Deux observations en témoignent :

On sait que la plupart des Phlébotomes ♀ du sous-genre *Larroussius* présente la particularité de ne se gorger qu'une fois avant tout dépôt d'oeufs (concordance trophogonique). Grâce à l'observation des cicatrices ovariolaires, il est ainsi possible de déterminer le nombre des pontes émises par chaque femelle (âge physiologique), c'est-à-dire le nombre de repas sanguins pris depuis l'émergence imaginale. Dès lors, on peut établir à tout instant la structure d'âge de la population considérée et, par là même, estimer son degré d'infectiosité. En Cévennes méridionales, l'âge physiologique de *P. ariasi*, vecteur de *L. infantum*, s'accélère à partir du début septembre. Les femelles pares, jusqu'alors très minoritaires, dominent. Malgré une diminution du volume des populations, les probabilités de contamination augmentent (GUILVARD et coll., 1980). La période à risque est donc décalée vers l'automne, au-delà du pic de densité maximale qui se situe habituellement en juillet (RIOUX et coll., 1969, Fig. 8).

Au Sahara marocain, les fréquences d'infestation de *P. papatasi* par *L. major*, sont plus fortes en automne (5,0 %) qu'en été (1,8 %). A la fin de la période chaude, cette fréquence est également plus élevée à l'intérieur des maisons (7,2 %) qu'à l'extérieur, dans les fosses-dépotoirs (3,9 %). En définitive, non seulement la population de *P. papatasi* a «physiologiquement» vieilli mais les femelles, gorgées sur *M. shawi grandis*, ont pénétré dans les habitations humaines (RIOUX et coll., 1986a) où ne s'aventure jamais le Mérion. L'automne constitue donc la grande période à risque. De fait, les épidémies de LC humaine débutent généralement en novembre-décembre, quelques semaines après le contage. Remarquons qu'à l'image des Cévennes, les poussées épidémiques (hiver-printemps) ne concordent pas avec les flèches de densités phlébotomiennes (été-automne). Notons enfin que, contrairement au Mérion, l'Homme ne joue qu'un rôle

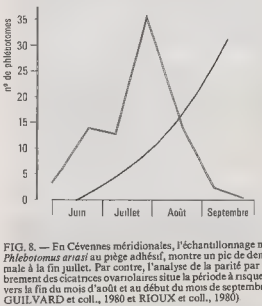


FIG. 8. — En Cévennes méridionales, l'échantillonnage mensuel de *Phlebotomus ariasi* au piège adhésif, montre un pic de densité maximale à la fin juillet. Par contre, l'analyse de la parité par le dénombrement des cicatrices ovariolaires situe la période à risque plus tard, vers la fin du mois d'août et au début du mois de septembre (d'après GUILVARD et coll., 1980 et RIOUX et coll., 1980)

In the southern Cévennes, the monthly sampling of ***Phlebotomus ariasi*** *in adhesive traps showed a maximum density peak at the end of July. However, the analysis of the parity by counting ovariolary scars identifies the risk period as being later, towards the end of August and beginning of September.*

mineur dans le cycle du parasite et par conséquent dans le maintien du foyer : le Rongeur reste infesté et infestant toute sa vie («vrai» réservoir) alors que l'Homme guérit en quelques mois et reste définitivement immunisé (impasse parasitaire).

III — RISQUE POPULATIONNEL

Avec l'analyse du risque populationnel, nous pénétrons dans une discipline hautement élaborée, l'épidémiologie s.st. S'adressant à tous les types de pathologie, l'épidémiologie a pour objectif l'établissement des niveaux d'exposition au risque (composante extrinsèque) et des degrés de réceptivité (composante intrinsèque). A cette démarche, l'écologie ajoute une dimension supplémentaire, celle de l'influence de l'Homme sur les éléments du complexe pathogène. Dans cette acception, l'Homme n'est plus seulement la victime du processus morbide mais s'intègre dans la panoplie des «facteurs déterminants», qu'il s'agisse de pratiques agro-pastorales et socio-culturelles traditionnelles, ou de grands aménagements fonciers, hydrologiques ou urbanistiques. Dès lors, l'écologie humaine, dans sa composante majeure l'éthologie, s'intègre à l'épidémiologie qu'elle complète et vivifie.

Sans vouloir entrer dans l'analyse exhaustive du risque populationnel, nous prendrons deux exemples tirés d'une même étude, celle du foyer marocain à *L. major*.

Au milieu des années 70, une résurgence de LC zoonotique frappe le pourtour du Grand Désert africain de la Libye au Maroc et du Sénégal au Niger. Au Sud de l'Anti-Atlas, de 1978 à 1980, la palmeraie de Tata subit ainsi une importante vague épidémique. En 1985, une enquête par intradermoréaction à la leishmanine est réalisée dans l'École primaire du Centre-ville. L'analyse des résultats fait apparaître une différence significative entre deux sous-populations d'élèves, l'une fortement réactive, comprenant les enfants d'agriculteurs et de commerçants autochtones, l'autre faiblement positive, représentée par les fils et filles d'administratifs, de militaires et d'enseignants récemment installés dans le site (RIOUX et coll., 1986b).

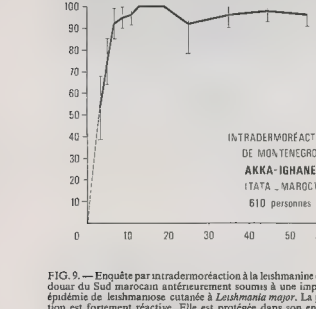


FIG. 9. — Enquête par intradermoréaction à la leishmanine dans un douar du Sud marocain antérieurement soumis à une importante épidémie de leishmaniose cutanée à *Leishmania major*. La population est fortement réactive. Elle est protégée dans son ensemble. Seuls sont réceptifs les très jeunes enfants et les sujets récemment arrivés du Nord, tous à IDR négative (d'après RIOUX et coll., 1986b).

Investigation using intradermoreactions to leishmanin in a southern Moroccan douar where and important epidemic of cutaneous Leishmaniasis by Leishmania major had previously occurred. The population was highly reactive. It is in general protected. Only the very young children are receptive along with people who have recently arrived from the north and who are all IDR negative (according to RIOUX and coll 1986 b).

Autre modalité non moins importante du risque populationnel, celle plus subtile, relative au niveau socio-économique. Ainsi à Ouarzazate, *L. major* frappe préférentiellement les douars péri-urbains pauvres et surpeuplés. En fait l'observation montre que les conditions générales d'hygiène interviennent plus que la situation spatiale. Au centre ville, à revenus élevés, les immeubles, correctement entretenus, interdisent toute prolifération de *P. papatasi*. Les insecticides sont couramment utilisés, les moustiquaires nombreuses et efficaces. Le ramassage fréquent des décombres divers assorti de la destruction systématique des terriers de *M. shawi shawi* complète le dispositif. En définitive, dans le Sud marocain, la LC à *L. major* illustre de manière saisissante le risque populationnel. Sont soumis au risque : les enfants du premier âge (Fig. 9), les familles d'émigrés récents et les groupes à faible revenu économique. L'application rationnelle d'un éventuel vaccin anti-leishmanien devra tenir le plus grand compte d'une telle analyse.

CONCLUSION

Habituellement, dans nombre d'affections, microbiennes, dégénératives, toxiques ou traumatiques, l'appréciation du risque épidémiologique procède d'un simple calcul de prévalences ou d'incidences, rapportées à l'ensemble des habitants d'une région donnée. Au mieux, distingue-t-on des classes à risque, qu'il s'agisse d'âges, d'antécédents pathologiques ou de situations socio-économiques. Certes, ces informations ne sont pas sans intérêt. Elles ont ainsi l'avantage d'attirer l'attention des organismes de Santé supranationaux, sur l'importance vitale de telle affection, ou sur les dangers inhérents à telle zone macrogéographique. En réalité, lorsqu'un État désire intervenir en vraie grandeur, la décision finale ne peut être acquise sans une analyse spatio-temporelle approfondie du «complexe pathogène». Cette assertion se vérifie tout particulièrement dans les pays à faible revenu intérieur, où la faisabilité d'une opération de lutte se juge moins en terme d'efficacité que de coût. A ce titre, les grandes endémies parasitaires, celles-là même qui pèsent lourdement sur l'économie des plus démunis, ne sauraient être négligées. Au Maroc, l'étude écologique des réservoirs et des vecteurs de *L. major*, a permis de privilégier la lutte physique contre *M. shawi*, moins onéreuse et plus efficace que la lutte chimique contre *P. papatasi*. En Guyane française et en Colombie, la mise en place d'un périmètre de protection par déforestation contrôlée péri-urbaine a stoppé la propagation de la leishmaniose cutanée zoonotique à *L. guyanensis* et *L. panamensis*.

En définitive, quelles qu'en soient les modalités, le risque doit être soigneusement calculé. Pour ce faire, tous les compartiments du cycle et tous les facteurs discriminants doivent être pris en compte. La recherche d'indicateurs ou de marqueurs constitue l'un des temps forts de l'opération. Dans cet esprit, l'approche écologique, bien adaptée à ce type d'analyse, peut être utilisée avec profit. L'exemple du modèle leishmanien en apporte la démonstration.

BIBLIOGRAPHIE

ASHFORD, R.W., SCHNUR, L.F., CHANCE, M.L., SAMAAN, S.A. & AHMED, H.N., 1977. — Cutaneous leishmaniasis in the Libyan Arab Republic : preliminary ecological findings. *Ann trop. Med Parasit.*, **71** : 265-271.

BEATI, L., RISPAIL, P., SERRES, E., RIOUX, J.-A., HOUIN, R., LANOTTE, G., LEGER, N. & GUILVARD, E., 1990 — Ecoépidémiologie de la leishmaniose canine en Corse. Prévalences séro-immunologiques et densités vectorielles ; corrélation cartographiques. Essai de méthodologie. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, (sous-presse)

BELAZZOUG, S , 1983. — Isolation of *Leishmania major* Yakimoff and Schokhor, 1914, from *Psammomys obesus* Gretzschmar, 1828, (Rodentia : Gerbillidae) in Algeria. *Trans R. Soc. trop. Med. Hyg.*, **77** : 876.

CROSET, H., RIOUX, J.-A., LEGER, N., HOUIN, R., CADI-SOUSSI, M., BENMANSOUR, N. & MAISTRE, M , 1977. — Les méthodes d'échantillonnage des populations de Phlébotomes en région méditerranéenne. *In* : Écologie des leishmanioses. (Coll. inter. CNRS), **239** : 139-151

EMBERGER, L., 1955. — Une classification biogéographique des climats. *Trav Inst. Bot.*, Montpellier, **7** : 3-43.

GUILVARD, E., WILKES, T.J., KILLICK-KENDRICH, R. & RIOUX, J.-A., 1980. — Écologie des leishmanioses dans le Sud de la France. 15. Déroulement des cycles gonotrophiques chez *Phlebotomus ariasi* Tonnoir, 1921 et *Phlebotamus mascitti* Grassi, 1908 en Cévennes. Corollaire épidémiologique *Ann Parasitol hum. comp.*, **55** : 659-664

KILLICK-KENDRICK, R., RIOUX, J.-A., BAILLY, M., GUY, M.W., WILKES, T.J., GUY, F.M., DAVIDSON, I., KNECHTLI, R , WARD, R.D., GUILVARD, E., PERIÈRES, J. & DUBOIS, H., 1984. — Ecology of leishmaniasis in the south of France. 20. Dispersal of *Phlebotomus ariasi* Tonnoir, 1921 as a factor in the spread of visceral leishmaniasis in the Cévennes. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, **59** : 555-572.

LANOTTE, G., RIOUX, J.-A., CROSET, H. & VOLLHARDT, Y., 1978. — Écologie des leishmanioses dans le sud de la France. 9. —Les méthodes d'échantillonnage dans le dépistage et l'analyse de l'enzootie canine. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, **53** : 33-45.

LE PONT, F. & PAJOT, F.X , 1981. — La leishmaniose en Guyane française 2. Modalités de la transmission dans un village forestier : Cacao. *Cah. ORSTOM*, Sér. Ent. méd. Parasitol., **19** : 223-231

PAVLOWSKI, E.N., 1964. — Natural foci of transmissible diseases in connexion with the landscape epidemiology of zooanthroponoses. Nowka, Moscou-Leningrad : 211 p.

RIOUX, J.-A., CROSET, H. & LANOTTE, G., 1977. — Écologie d'un foyer méditerranéen de leishmaniose viscérale. Essai de modélisation. *In* : Écologie des leishmanioses (Coll. inter. CNRS), **239** : 295-305.

RIOUX, J.-A., CROSET, H., LEGER, N., CHOUMARA, H., BELKAYAT, A., BENMANSOUR, N. & CADI-SOUSSI, M., 1973. — Écologie des Phlébotomes du Sud marocain (mission 1972). *In*. Étude de certains milieux du Maroc et de leur évolution récente. R.C.P. 249, CNRS, rapport n°1 : 195-229.

RIOUX, J.-A., GOLVAN, Y.J., CROSET, H., TOUR, S., HOUIN, R , ABONNENC, E., PETITDIDIER, M., VOLLHARDT, Y., DEDET, J.P., ALBARET, J.L., LANOTTE & G., QUILICI, M., 1969. — Épidémiologie des leishmanioses dans le Sud de la France. Monographie, INSERM, 37 : 223 p.

RIOUX, J.-A., GUILVARD, E., DEREURE, J., LANOTTE, G., DENIAL, M., PRATLONG, F., SERRES, E. & BELMONTE, A., 1986a. — Infestation naturelle de *Phlebotomus papatasi* (Scopoli, 1786) par *Leishmania major* MON-25. A propos de 28 souches isolés dans un foyer du Sud marocain. *In* : *Leishmania* Taxonomie et phylogenèse. Applications écoépidémiologiques. J.-A. Rioux, éd. IMEE, Montpellier : 471-480

RIOUX, J.-A., KILLICK-KENDRICK, R., LEANEY, A.J., TURNER, D.P., BAILLY, M. & YOUNG, C.J., 1979. — Écologie des leishmanioses dans le sud de la France 12. Dispersion horizontale de *Phlebotomus ariasi* Tonnoir, 1921. Expériences préliminaires. *Ann. Parasitol. hum comp.*, **54** : 673-682.

RIOUX, J.-A., KILLICK-KENDRICK, R., PERIÈRES, J., TURNER, D.P. & LANOTTE, G , 1980. — Écologie des leishmanioses dans le Sud de la France. 13. Les sites du «flanc de coteau», biotopes de transmission privilégiés de la leishmaniose viscérale en Cévennes. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, **55** : 445-453.

RIOUX, J.-A., LANOTTE, G., COUSSERANS, J., GABINAUD, A. & CORRE, J.J., 1981. — Écologie, développement et santé publique. Bases écologiques de l'analyse d'un système épidémiologique , foyers d'infection et parasitocoenose ; stratégies d'enquêtes et d'intervention. Extrait de Écologie et Développement des ressources de l'espace. Edit. CNRS, 1 vol. : 468 p.

RIOUX, J.-A., LANOTTE, G., PETTER, F., DEREURE, J., AKALAY, O., PRALONG, F., VELEZ, I.D., FIKRI, N.B., MAAZOUN, R., DENIAL, M., JARRY, D.M., ZAHAF, A., ASHFORD, R.W., CADI-SOUSSI, M., KILLICK-KENDRICK, R., BENMANSOUR, N., MORENO, G., PERIÈRES, K., GUILVARD, E., ZRIBI, M., KENNOU, M.F., RISPAIL, P., KNECHTLI, R. & SERRES, E., 1986b. — Les Leishmanioses cutanées du bassin Méditerranéen occidental. De l'identification enzymatique à l'analyse éco-épidémiologique. L'exemple de trois foyers, tunisien, marocain et français. *In* : *Leishmania*. Taxonomie et phylogenèse. Applications écoépidémiologiques. J.-A. Rioux, éds. IMEE, Montpellier : 365-395

RIOUX, J.-A., PETTER, F., AKALAY, O., LANOTTE, G., OUAZZANI, A., SEGUIGNES, M. & MOHCINE, A., 1982. —*Meriones shawi* (Duvernoy, 1942) (Rodentia, Gerbillidae), réservoir de *Leishmania major* Yakimoff et Schokhor, 1914 (Kinetoplastida, Trypanosomatidae) dans le Sud marocain. *C. R. Acad. Sc. Paris*, sér. III, **294** : 515-517.

RIOUX, J.-A., PETTER, F., ZAHAF, A., LANOTTE, G , HOUIN, R., JARRY, D., PERIÈRES, J., MARTINI, A. & SARHANI, S., 1986c. — Isolement de *Leishmania major* Yakimoff et Schokhor, 1914 (Kinetoplastida-Trypanosomatidae) chez *Meriones shawi shawi* (Duvernoy, 1842) (Rodentia-Gerbillidae) en Tunisie. *Ann. Parasitol. hum. comp.*, **61** : 139-145.

RIOUX, J.-A., RISPAIL, P., LANOTTE, G. & LEPART J., 1984. — Relations Phlébotomes-bioclimats en écologie des leishmanioses. Corollaires épidémiologiques. L'exemple du Maroc. *Bull. Soc. bot. Fr.*, **131** : 549-557

RIOUX, J.-A., ZAHAF, A., LANOTTE, G. & DEREURE J., 1983. — *Leishmania major* (Yakimoff et Schokhor, 1914), agent du «clou de Gasisa». *Ann. Parasitol. hum comp.*, **58** : 663-634.

SAUVAGE, C., 1963. — Étages bioclimatiques. Atlas du Maroc. Notices explicatives : Planche n°6b . *Comité national de Géographie du Maroc* : 44 p.

LA DISTRIBUTION DES ABONDANCES SPÉCIFIQUES APRÈS IMMIGRATION*

par Gérard CUSSET, Roger MAKANY

Laboratoire de Physiologie quantitative, Université Pierre et Marie Curie — 75252 PARIS Cedex 05

et Bernard ELKAIM

Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Pierre et Marie Curie — 75252 PARIS Cedex 05

MOTS-CLÉS : Distribution des abondances spécifiques - Modèle de Motomura - Modèle de Preston - Modèle de Mandelbrot - Courbes de Frontier.

KEY-WORDS : *Abundance distribution - Ecological models - Motomura's model - Preston's model - Mandelbrot's model - Frontier's curves*

RÉSUMÉ
(Travail original)

Proposition d'un nouveau modèle pour la distribution des abondances spécifiques après immigration en fonction de la distribution d'un compartiment réservoir. Comparaison avec les modèles de Motomura, de Preston, et de Mandelbrot et avec les courbes de Frontier.

SUMMARY
(Original scientific paper)

A new model of abundance distribution after immigration of species from a storage compartment to an initially empty place is propounded. A comparison with the Motomura's model, the Preston's model, the Mandelbrot's model and the Frontier's curves is made

D'assez nombreux modèles ont été proposés pour décrire la distribution des abondances spécifiques dans des communautés biologiques, qu'on y voit une description commode d'un caractère structural, ou, plus ambitieusement, un schéma interprétatif révélant, au moins en partie, «quel mécanisme a joué prioritairement dans la constitution de la communauté» (AMANIEU & *al.*, 1981). Comme l'écrivent ces auteurs, «l'usage a donné au terme de communauté le sens restreint de l'ensemble des populations monospécifiques répertoriées par l'échantillonnage dans un espace physiquement déterminé, sens qui a l'avantage de correspondre à la réalité concrète de l'observation».

Nous présentons ici un nouveau modèle, probabiliste, fondé sur le schéma très général suivant :

Un compartiment-réservoir supposé «très grand», c'est-à-dire renfermant de nombreuses espèces chacune avec un grand nombre d'unités de dissémination, émet, de façon itérative, à chaque fois un nombre aléatoire de ces unités qui s'installent dans un compartiment récepteur où chacune occupe un emplacement.

Un exemple peut être une clairière nouvellement créée (compartiment récepteur) au sein d'une forêt étendue (compartiment-réservoir) lui fournissant des diaspores dont chacune s'installe dans une niche individuelle.

* Reçu le 9 octobre 1989 ; accepté le 16 octobre 1989

Notre but est de calculer la distribution des abondances spécifiques dans le compartiment récepteur en fonction de celle du compartiment-réservoir après un nombre suffisant d'itérations. La généralité de ce modèle réside en ce que nous ne prenons en compte que le phénomène d'immigration en écartant dans un premier temps, pour les végétaux l'«*ecesis*... the adjustment of the plant to a new home. It consists of three essential processes, germination, growth and reproduction» (WEAVER & CLEMENTS, 1938), et pour les animaux les faits comparables de survie et de développement sous la pression de l'environnement.

Ces *ecesis*, ou leurs analogues pour les animaux, sont autant de cas d'espèce et l'état actuel des connaissances ne nous semble pas permettre de les traduire par une formule unique modificatrice du modèle général d'immigration que nous proposons. Il y a évidemment là une limitation. Nous verrons néanmoins que certains cas particuliers excluant toute *ecesis* ne sont pas dénués d'intérêt.

ÉTABLISSEMENT DU MODÈLE GÉNÉRAL

L'analogie probabiliste est la suivante : on considère une urne suffisamment grande contenant K boules réparties en r «espèces», chaque espèce comprenant k_i (i variant de 1 à r) boules identiques. On prélève un nombre quelconque de boules, ce qui constitue un tirage, et on les place dans un

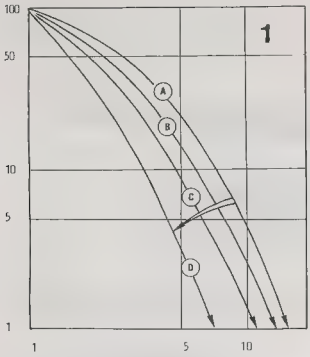


FIG. 1. — Réservoir à structure de Motomura b = 3,5 , r = 15 , n = 100 ; a variable (A = 0,01 ; B = -0,03 ; C = 0,05 ; D = -0,1) Explications dans le texte.

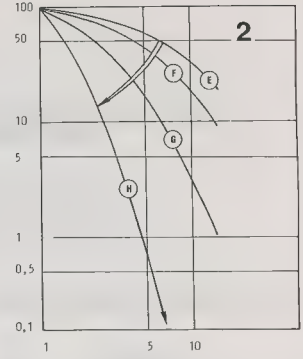


FIG. 2. — Réservoir à structure de Motomura. a = -0,02 ; r = 15 ; n = 100 ; b variable (E = 2,5 , F = 3 , G = 3,5 , H = 4). Explications dans le texte.

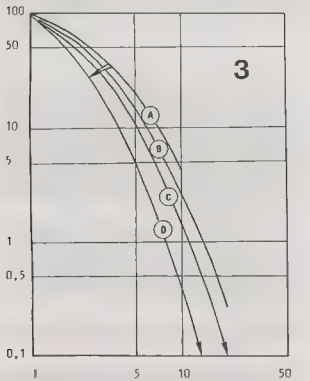


FIG. 3. — Réservoir à structure de Motomura. a = -0,02 ; b = 3,5 ; n = 100 ; r variable (A = 10 ; B = 20 ; C = 30 ; D = 50). Explications dans le texte.

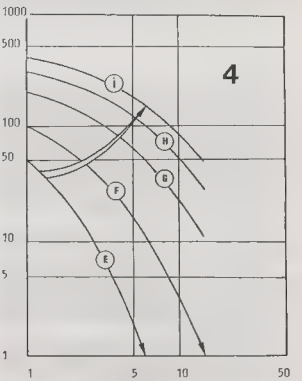


FIG. 4. — Réservoir à structure de Motomura a = -0,02 ; b = 3,5 ; r = 15 ; variable (E = 50 ; F = 100 ; G = 200 ; H = 300 ; I = 400). Explications dans le texte.

compartiment récepteur divisé en n cases, à raison d'une par case. On répète cette opération (tirage et remise) et on s'intéresse à la loi de répartition cumulée des «espèces» dans le compartiment récepteur, et à sa convergence en probabilité après un grand nombre de tirages.

On admet que les n cases sont identiques entre elles, à tous points de vue, hypothèse déjà faite par UTIDA (1943) dans sa démonstration du modèle de MOTOMURA (1935). Écologiquement, cela signifie que le modèle «ne peut être valable que si la forme de vie et la taille des espèces en concurrence sont identiques, rigoureusement parlant, ou pas trop différentes. La condition rigoureuse étant irréalisable, nous nous contenterons de la deuxième condition» (INAGAKI, 1967).

Dans ces conditions :

a) la probabilité pour qu'une case donnée contienne un individu quelconque de l'espèce de rang i est

$$u_i = 1 - (1 - (r.k_1/n.K))^{k_1}$$

(démonstration en annexe 1)

b) la probabilité qu'il y ait au moins un individu quelconque de l'espèce i dans le compartiment récepteur est :

$$v_i = ((1 - (r.k_1/n.K))^{k_1} .... (1 - (r.\ k_{i-1}/n.K))^{k_{i-1}}) - ((1 - (r.k_1/n\ K)) ..... (1 - (r.k_i/n.K))^{k_i})$$

(démontration en annexe 2)

c) le nombre d'individus de l'espèce i que l'on espère trouver dans le compartiment récepteur a pour distribution :

$$q_i = [(1 - (r.k_{i-1}/n.K))^{k_{i-1}} . [1 - (1 - (r.k_i/n.K))^{k_1}] / [1 - (1 - (r.k_{i-1}/n.k))^{k_{i-1}}]. q_{i-1}$$

(démonstration en annexe 3)

Cette formule récursive relie, sous les hypothèses précédentes, la distribution des abondances spécifiques du compartiment réservoir, quelle qu'elle soit, à celle du compartiment récepteur. Elle correspond à un modèle d'immigration pure.

TROIS EXEMPLES D'APPLICATION

Faisons maintenant 3 hypothèses simples sur la structure des abondances spécifiques du compartiment réservoir :

a) Le réservoir a une structure uniforme

Dans ce cas les effectifs k_i de tous les espèces sont égaux à $p = K/r$. Il en vient immédiatement :

$$q_i = (1 - (1/n))^p . q_{i-1}$$

Les q_i suivent une progression géométrique de raison $(1 - (1/n))^p$, c'est-à-dire une «loi» de MOTOMURA. Il est très facile de montrer que si $S = (n.s)$ est la surface d'un territoire de n «superficies minimales nécessaires pour chaque individu» (UTIDA, 1943), on a

$$q_i = (1 - (s/S))^p . q_{i-1}$$

b) Le réservoir a une structure de MOTOMURA

Les fréquences spécifiques dans le compartiment-réservoir répondent alors à

$$\log k_i = a.i + b$$

Il est toujours possible de prendre e comme base des logarithmes, d'où

$$k_i = c.\ exp\ (a.i)$$

c étant une constante. De la même façon,

$$k_{i-1} = d.\ exp\ (a.i)$$

avec

$$d = c.\ exp\ (-a)$$

et

$$K = c.\ exp\ (a)\ .\ (1 - exp\ (a.r)) / (1 - exp(a))$$

En reportant ces valeurs dans l'équation du modèle général et en posant

$V = 1 - (r.c.exp(a.i)/n.K)$ et $W = 1 - (r.d.exp(a.i)/n.K$, on obtient :

$$q_i = [Vc.exp(a.i)\ .\ (V-c.exp(a.i) - 1)/(W-d.exp(a.i) - 1)].\ q_{i-1}$$

La distribution des abondances spécifiques dans le compartiment récepteur dépend de 4 paramètres a, b, r et n. Les 3 premiers caractérisent le compartiment-réservoir et le dernier traduit la taille du compartiment récepteur.

Une telle expression se prête bien à une simulation sur ordinateur qui nous a fourni les résultats représentés en coordonnées logarithmiques figures 1 à 4.

c) le réservoir a une structure log-normale

Examinons maintenant le cas où la distribution des abondances spécifiques dans le compartiment-réservoir est log-normale, c'est-à-dire répond au modèle de PRESTON.

Cette distribution est représentable par l'équation de la droite des probits des effectifs en pourcentages cumulés, p_i :

$$\log_2 k_i - m = a\ (P_i - 5)$$

En posant $b = m - 5.a$

$$k_i = 2^b\ .\ 2^{a\ P_i}$$

En posant

$$g = 2^b$$

$$Z = 1 - (r.g.2^{a.P_i} / n.K)$$

$$Y = 1 - (r.g.2^{a.P_i} - 1 / n.K)$$

$$K = g.\ \sum_{i=1}^{r} 2^{\ a.P_i}$$

et en portant les expressions obtenues dans l'équation générale, on obtient

$$q_i = [Zg.12\ a.P_i.\ (Z-g.2\ a.P_i - 1) / (Y-g.2\ a.P_i - 1)].q_{i-1}$$

le premier terme de cette série récursive étant égal à

$$q_1 = n.\ (1-(1 - (r.g.2^{a.P_1} / n.K)(g.2a.P_1)$$

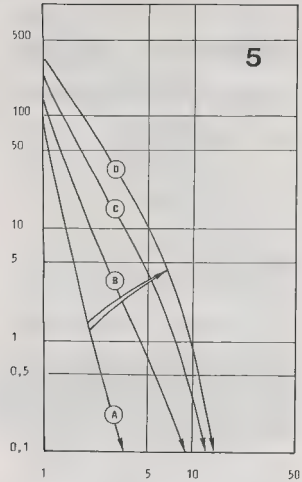


FIG. 5. — Réservoir à structure de Preston. a = 0,6 , b = -2 ; r = 15 ; n variable (A = 100 ; B = 200 ; C = 400 ; D = 1000). Explications dans le texte.

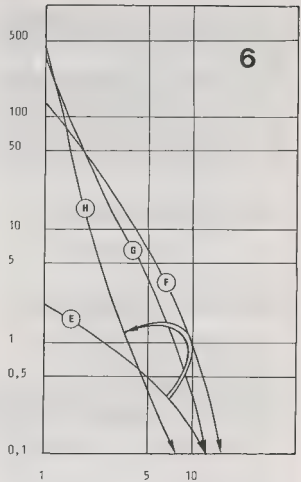


FIG. 6. — Réservoir à structure de Preston. b = -2 ; r = 15 ; n = 600 ; a variable (E = 0,3 ; F = 0,55 ; G = 0,65 , H = 0,7). Explications dans le texte.

Comme dans le cas précédent, le modèle contient les 4 paramètres a, b, r et n, dont la variation a fourni les résultats représentés figures 5 à 8 en coordonnées logarithmiques. En faisant varier le seul paramètre n caractéristique du compartiment-récepteur et en prenant des valeurs «moyennes» pour les 3 autres, on constate (Figure 5) que les courbes représentatives initialement convexes deviennent de plus en plus nettement concaves à gauche. En faisant varier un par un les paramètres du compartiment réservoir (Figures 5, 7, 8) et en gardant n constant, les familles de courbes représentatives ont un comportement semblable entre elles. Pour les valeurs faibles des paramètres, il apparaît des courbes concaves à gauche. Si ces valeurs augmentent, la concavité régulière disparaît ; l'effectif de l'espèce de rang un continue à croître mais les effectifs des autres espèces diminuent de plus en plus nettement et les courbes en coordonnées logarithmiques prennent une allure en S avec concavité à droite dans leur partie supérieure.

Il est remarquable de constater que le modèle d'immigration pure que nous proposons donne, dans le cas que l'on peut supposer fréquent d'un réservoir à structure log-normale, des familles assez complexes de courbes où une variation continue des valeurs des paramètres entraîne d'importantes déformations au moins analogues à celles constatées empiriquement dans l'étude de communautés aquatiques.

DISCUSSION

Le modèle général proposé concerne un phénomène d'immigation pure. Il importe d'en bien marquer les limites. Il s'applique évidemment au cas où ce sont les individus migrants eux-mêmes qui sont décomptés, par exemple les grains de pollen provenant d'un ensemble végétal ou la «seed-rain» en un endroit donné.

En faisant les hypothèses supplémentaires d'une mortalité linéairement densité-dépendante au sens de SMITH (1935) pour chaque espèce — le «self thinning» de HARPER (1977) — et que le coefficient de proportionnalité soit identique pour toutes les espèces en cause, les courbes représentatives telles que nous les avons figurées subissent simplement une translation parallèle à l'axe des ordonnées quand on représente les effectifs des survivants. Ces hypothèses ne semblent,

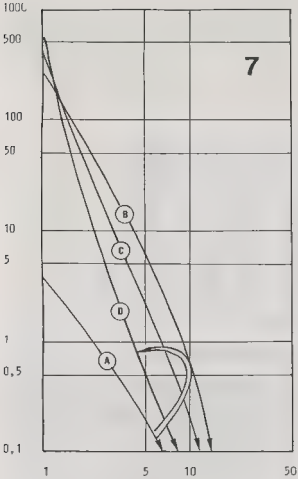


FIG. 7. — Réservoir à structure de Preston a = 0,6, r = 15 ; n = 600 ; b variable (A = -4 ; B = -2 ; C = -1,8 ; D = -1,4). Explications dans le texte.

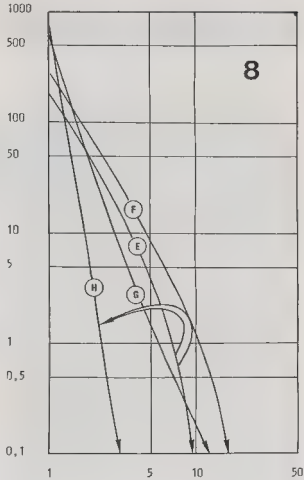


FIG. 8. — Réservoir à structure de Preston, a = 0,6 ; b = -2 ; n = 600 ; r variable (E = 10 ; F = 20 ; G = 60 ; H = 70). Explications dans le texte.

cependant, pas entièrement réalistes. La «3/2 thinning rule» qui a été démontrée de façon convaincante pour un nombre non négligeable de végétaux (YODA & *al.*, 1963 ; HARPER, 1977) conduirait, comme dans le cas précédent, à une simple translation des courbes représentatives en coordonnées logarithmiques, mais elle ne tient pas compte de la compétition interspécifique, l'«alien-thinning» de HARPER (1977) phénomène encore mal quantifié. Dans l'état actuel des connaissances, il nous semble nécessaire de limiter le modèle général proposé au cas de l'immigration dans un compartiment initialement vide.

Un des intérêts de ce travail réside en des considérations plus méthodologiques. Les trois applications présentées amènent à se poser trois séries de problèmes fondamentaux.

a) Le réservoir a une structure uniforme

Même si le cas d'une distribution uniforme dans le réservoir semble plus théorique que réellement fréquent, la structure dans le compartiment récepteur, correspondant aux hypothèses que nous avons faites, est décrite par une équation formellement identique à celle du modèle de MOTOMURA. Ce modèle repose sur l'examen statique d'un territoire où sont réparties des espèces qui obéissent à «un ordre de puissance» (UTIDA, 1943), et a été conçu par MOTOMURA (1935) et UTIDA (1943) comme traduisant «une loi par la lutte pour la vie». Ce raisonnement, tout à fait darwinien, s'applique probablement à des communautés dont l'environnement est fortement contraignant» (AMANIEU & *al.*, 1981). Par contre les communautés pionnières résultent au moins dans leurs débuts temporels, d'un phénomène dynamique d'immigration et on ne peut écarter l'hypothèse que leur structure proviendrait de modalités analogues à elles que notre modèle prend en compte.

De toutes façons, il est remarquable de constater que deux ensembles d'hypothèses très différents conduisent à une même équation. La seule observation de la structure d'une telle communauté, sans étude particulière de la façon dont elle se forme, et la constatation que cette structure peut être décrite par une **équation** de MOTOMURA, ne suffit pas à ce que l'on puisse conclure qu'elle répond au **modèle** de MOTOMURA, qui inclue l'ensemble des concepts explicatifs proposés par UTIDA (1943). MOTOMURA s'étant limité à une constatation empirique.

Il s'agit là d'un problème général. Si un certain corpus explicatif impose une certaine équation, cette même équation

n'entraîne nullement l'acceptation obligatoire de ce corpus explicatif. Il n'y a, généralement, pas réciprocité entre les deux.

b) le réservoir a une structure de MOTOMURA

Les diagrammes rangs-abondances spécifiques ont une apparence très semblables dans les simulations que nous avons faites (figures 1 à 4) et dans des distributions empruntes attribuées au modèle de MANDELBROT (1952). Ce modèle est la loi canonique qui relie la fréquence au rang dans un classement par probabilités décroissantes dans le cas optimal où une variable «coût» est éliminée des calculs. Dans sa forme originelle (1952), le coût en question est celui de la théorie des jeux de stratégie et l'analyse faite à partir de l'information au sens de SHANNON (1948). Bien que SHUTZENBERGER (1953) ait montré «qu'en toute rigueur, il s'agit là d'un problème d'analyse discriminative —donc d'une information de WALD», MARGALEF (1957) a appliqué à l'Écologie le modèle de MANDELBROT de la même façon que QUASTLER (1953) l'avait étendu à la Biologie. Cette notion de coût, assez claire dans la thèse de MANDELBROT (1952), où l'exemple choisi au départ est celui de messages en alphabet morse où le coût correspond au nombre de signes et à leur durée, est beaucoup plus difficile à cerner en Écologie. Par exemple, la somme des coûts de l'ensemble des espèces d'une communauté devrait être constante, ce qui entraîne qu'il s'agisse d'une communauté fermée sans échange avec l'extérieur. «L'application à l'écologie de ces notions reste périlleuse, mais non exempte d'intérêt» (AMANIEU *& al.*, 1981). Plus récemment, MANDELBROT (1968), lui-même, semble être devenu assez hésitant devant son propre modèle : «la loi observée a résisté à l'analyse de façon tout à fait inattendue... notre méthode peut être exprimée de plusieurs façons mathématiquement équivalentes mais faisant appel à des intuitions si différentes que chacune de ces variantes a ses partisans et ses détracteurs décidés. Quant à nous, il y a fort longtemps que nous avons renoncé à émettre des préférences. Nos modèles impliquent tous un certain concept de «coût». Malheureusement cela ne même qu'à des paradoxes... le mode cérébral supérieur est ce qui compte dans la théorie... nous ne cachons pas que tout recours aux fonctions supérieures du cerveau peut paraître n'être qu'une sorte d'assurance contre toute vérification sérieuse». Il semble donc qu'actuellement le modèle de MANDELBROT soit, pour son auteur, essentiellement une loi empirique.

La simulation que nous avons faite, à partir d'une équation très différente de celle de MANDELBROT, fournit des résultats inattendus. Par exemple, en prenant a = - 0,02, b = 3,5, r = 15 et n = 100 on obtient les valeurs de la première colonne du tableau 1, alors qu'un modèle de MANDELBROT d'équation

$$\log_e q_i = 17{,}86 - 5{,}53 \log_e (i + 10)$$

donne les valeurs de la colonne 2 du même tableau.

Les valeurs de ces deux colonnes sont remarquablement voisines. Un test G («log-likehood ratio test») selon SOKAL & ROHLF (1981) donne G = 0,098 ce qui correspond à un risque que les deux séries ne soient pas égales de l'ordre de 8.10^{-6}. Dans la pratique, il est impossible de distinguer une structure résultant d'un modèle de MANDELBROT parfaitement réalisé et une structure provenant d'un phénomène d'immigration pure selon le schéma que nous avons adopté.

TABLEAU I

Rang	Effectif selon notre modèle	Effectif selon le modèle de MANDELBROT
1	4,59	4,60
2	4,11	4,12
3	3,67	3,67
4	3,25	3,25
5	2,87	2,86
6	2,51	2,50
7	2,17	2,16
8	1,86	1,64
9	1,56	1,54
10	1,27	1,25
11	1,00	0,99
12	0,75	0,74
13	0,51	0,53
14	0,27	0,26
15	0,04	0,09

c) le réservoir a une structure log-normale

Une telle distribution dans le réservoir concerne soit une communauté nomocénotique au sens de DAGET *& al.* (1972), soit un mélange de plusieurs communautés élémentaires dont les structures individuelles peuvent être quelconques (WITTAKER, 1972 ; VIERA DA SILVA, 1979).

Les simulations auxquelles nous avons procédé dans ce cas ont fourni (figures 5 à 8) des familles de courbes assez complexes. D'une façon générale, à des valeurs assez faibles des paramètres a, b et r correspondent des courbes concaves alors qu'à des valeurs fortes des mêmes paramètres correspondent des sigmoïdes où l'effectif de l'espèce de rang 1 domine très nettement les effectifs des autres espèces. Ces courbes sont fort voisines de courbes empiriques établies en Planctonologie (FRONTIER, 1976, 1977 ; BERTHON, 1980 ; DEVAUX *& al.*, 1983 ; FRANCEZ, 1987).

Le problème qui se pose est de savoir s'il ne s'agit que d'une coïncidence. Il ne semble pas impossible que la procédure de collecte des données dans cette discipline (prélèvement de petits échantillons et cumul des données ainsi recueillies) soit analogue à la méthode de tirage probabiliste qui est à la base du modèle d'immigration que nous proposons. Dans ce cas, il s'agirait d'«immigration» dans les récipients de récoltes, évidemment sans *ecesis*. La déformation des courbes de FRONTIER, sigmoïdales pour des communautés juvéniles et concaves à droite pour des stades mûrs pourrait alors correspondre à une diminution des paramètres a, b et r au cours de la succession écologique, dans le compartiment réservoir que serait la communauté naturelle étudiée, à structure constamment log-normale. Les courbes de FRONTIER seraient la traduction dans la communauté-échantillon réellement étudiable de l'évolution temporelle d'une communauté naturelle répondant au modèle de PRESTON, ou d'un mélange de plusieurs communautés élémentaires.

De telles remarques mettent, une fois de plus, en valeur l'importance d'une définition précise du terme «communauté», dont une Tribune libre de ce même Bulletin (1985) a montré l'ambiguïté. Pour notre part, il semble nécessaire de séparer nettement une communauté au sens d'AMANIEU *et al.* (1981), rappelé au début de cet article, et la communauté

du compartiment réservoir étudié, réalité naturelle qui intéresse en priorité l'écologue. L'étude précédente montre que les distributions des abondances spécifiques peuvent en être notablement différentes.

Dans le premier cas, nous proposons de parler de «communauté-échantillon» (ou, plus simplement, d'échantillon) et, dans le second, de «communauté naturelle étudiée» (ou de communauté naturelle). Leurs distributions des abondances spécifiques pourraient ne pas être les mêmes.

BIBLIOGRAPHIE

AMANIEU M., GONZALEZ P.C. & GUELORGET O., 1981 — Critères de choix d'un modèle de distribution d'abondances. *Acta oecol. Oecol. gen.* 2 : 265-286

BERTHON C., 1980. — Contribution à l'étude du phytoplancton du Dayet-el-Roumi (Maroc). *D.E.A. Univers.* Clermont-Ferrand II, 41 p. (multigraphié).

DAGET J., LECORDIER C. & LEVEQUE C., 1972. — Notion de nomocénose ; ses applications en Écologie. *Bull. Soc. Ecol.* 3 (4) : 448-462.

DEVAUX J., MILLERIOUX G. & AMBLARD C., 1983 — Échantillonnage du plancton lacustre, *in* FRONTIER S. éd. Stratégies d'échantillonnage en Écologie. Masson, Paris : 291-310.

FRANCEZ A.J., 1987. — Successions écologiques dans les tourbières : le peuplement de roiffères du lac-tourbière de Chambedaze. *Bull Soc. Ecol.* **18** (1) : 31-38

FRONTIER S , 1976 — Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *J. Rech. océanogr.* **1** (3) : 35-48.

FRONTIER S., 1977. — Réflexions pour une théorie des écosystèmes *Bull Ecol.* **8** (4) : 445-464

HARPER J.L., 1977. — Population biology of plants, Academic Press, London.

INAGAKI H., 1967. — Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie et Milieu*, série B, *Océanogr.*, **18** (1) : 153-166

MANDELBROT B., 1952. — Contributions à la théorie mathématique des communications. Thèse d'État, Paris dactyl.

MANDELBROT B., 1968. — Les constantes chiffrées du discours, *in* Le langage, La Pléiade, Gallimard éd., Paris.

MARGALEF D.R., 1957. — La teoria de la informacion en ecologica. *Mem. Real. Acad. Cienc. Art,* Barcelona, 32 : 373-449

QUASTLER H., 1953. — Information theory in Biology, Univ. Illinois Press, Urbana.

SCHUTZENBERGER M.P., 1953. — Information theory in Biology, Univ. Illinois Press, Urbana.

SCHUTZENBERGER M.P., 1953. — Contribution aux applications statistiques de la théorie de l'information. Thèse État, Paris, Publ. Institut Statistique Univ. Paris, 117 p.

SHANNON C.E., 1948. — A mathematical theory of communication, *Bell System techn. J.*, 27 : 379-423 et 623-656.

SMITH H S , 1935. — The role of biotic factors in the determination of population densities, *J. econ. Ent.*, 28 : 873-898.

SOKAL R.R. & ROHLF F J., 1981. — Biometry, Second edition, Freeman and Company, New-York.

UTIDA T., 1943. — Considérations théoriques sur la série géométrique de Motomura des abondances spécifiques dans les communautés, Sestagaku kenkyuu, 9 : 173-178

VIEIRA DA SILVA J., 1979. — Introduction à la théorie écologique, Masson, Paris.

WEAVER J E. & CLEMENTS F.E., 1938. — Plant Ecology, McGraw-Hill Co., New-York.

WHITTAKER R.H., 1972. — Evolution and measurement of species diversity, Taxon, 21 : 213-251.

YODA K., KIRA T., OGAWA H. & HOZUMI K., 1963. — Self-thinning in overcrowded pure stands under natural and cultivated conditions. *J. Biol. Univ. Osaka, 14 : 107-129*

ANNEXE 1

On considère la variable aléatoire Z_{ij} égale au nombre d'individus de l'espèce i dans une case donnée j. Cette v.a. est égale à 1 si la case j contient 1 individu de l'espèce i, et à 0 si cette case ne contient aucun individu de cette espèce.

Soit u_i la probabilité que $Z_{ij} = 1$. La probabilité que $Z_{ij} = 0$ est donc $1 - u_i$. Soit ω_{ih} un individu quelconque de rang h de l'espèce i.

Alors l'évènement

$$(Z_{ij} = 1) = \bigcup_{h=1}^{ki} \left\{ \omega_{ih} \in (j) \right\}$$

signifie qu'il existe un individu ω_{ih} dans la case j.

L'évènement contraire est

$$(Z_{ij} = 1) = \bigcap_{h=1}^{ki} \left\{ \omega_{ih} \in (j) \right\}$$

La probabilité pour qu'un individu ω_{ih} soit dans une parcelle j donnée est alors de $(k_i/K).(r/n)$.

On en déduit que la probabilité pour que la case j ne contienne aucun individu de l'espèce i est

$$p(Z_{ij} = 1) = (1 - (r.k_i/n.K))^{ki}$$

d'où

$$u_i = 1 - (1 - (r.k_i/n.K))^{ki}$$

ANNEXE 2

La probabilité qu'il y ait au moins un individu quelconque de l'espèce 1 dans le compartiment récepteur est

$$v_1 = u_1 = 1 - (1 - (r.k_1/n.K))^{k1}$$

La probabilité que le compartiment récepteur ne contienne ni individu de l'espèce i, ni individu de l'espèce 2 est

$$(1 - (r.k_1/n.K))^{k1}.(1 - (r.k_2/n.K))^{k2}$$

La probabilité que le compartiment récepteur possède au moins un individu quelconque de l'espèce 2 est donc

$$v_2 = (1 - r.k_1/n.K))^{k1} - [(1 - (r.k_1/n.K))^{i1}.(1 - (r.k_2/n.K))^{k2}]$$

En poursuivant ce raisonnement par récurrence

$$v_{i-1} = [(1 - (r.k_1/n.K))^{k1}.... (1 - (r.k_{i-2}/n.K))^{ki-2}]-[(1 - (r.k_1/n.K))^{k1} ... (1 - (r.k_{i-1}/n.K))^{ki-1}]$$

et

$$v_i = [(1 - (r.k_1/n.K))^{k1} ... (1 - (r.k_{i-1}/n.K))^{ki-1}] - [(1 - (r.k_1/n.K))^{k1} (1 - (r.k_i/n.K))^{ki}]$$

ANNEXE 3

Posons

W_i comme variable aléatoire égale au nombre d'individus de l'espèce i dans le compartiment récepteur

$q_{ii} = E(W_i)$ le nombre d'individus de l'espèce i que l'on espère trouver dansle compartiment récepteur

ω_{li} un individu quelconque de l'espèce i et de rang l

Nous avons :

$$E(W_i) = \sum_{j=1}^{n} P(\ni \text{case (j)}/\omega_{li} \in \text{case (j), l} = 1 \ldots k_i)$$

$$E(W_i) = \sum_{j=1}^{n} v_i = n.v_i$$

Par conséquent,

$$q_{ii} = n.v_i$$

La distribution dans le réservoir étant strictement monotone et la transformation continue bijective, la distribution dans le compartiment récepteur est également monotone dans le même sens, d'où

$$q_{i-1} = n.v_{i-1}$$

d'où

$$q_i = [(1 - (r.k_{i-1}/n.K))^{ki-1}].[1 - (1 - (r.k_i/n.K))^{ki}]/[1 - (1 - (r.k_{i-1}/n.K))^{ki-1}].q_{i-1}$$

PHYTOMASSE DE LA STRATE HERBACÉE DE CINQ JACHÈRES EN ZONE DE SAVANE HUMIDE (BOORO-BOROTOU, CÔTE-D'IVOIRE)*

par Danielle MITJA

Écologie générale, Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit Château — 91800 BRUNOY

et Henri PUIG

Laboratoire de Botanique Tropicale, Université de Paris VI, 12, rue Cuvier — 75005 PARIS

MOTS-CLÉS : Culture sur brûlis - Jachères - Strate herbacée - *Andropogon gayanus* - Reconstitution de la végétation - Sols rouges et ocres

KEY-WORDS : Slash-and-burn agriculture - Fallows - Herbaceous layer - *Andropogon gayanus* - Plant regrowth - Red and brown soils.

RÉSUMÉ
(Travail original)

Notre étude caractérise les changements survenus dans la composition floristique de la strate herbacée d'une savane humide et l'évolution de sa phytomasse, d'une part au cours du cycle saisonnier et d'autre part au cours de la reconstitution de la végétation après cultures itinérantes sur brûlis, dans une zone à pression anthropique modérée

*Les résultats obtenus dans les cinq jachères étudiées montrent que la phytomasse épigée de la strate herbacée diminue avec l'âge de la jachère alors que la phytomasse hypogée augmente. Nous assistons à l'installation rapide au cours des premières années de l'**Andropogon gayanus**, puis au morcellement de ses touffes à partir de dix ans et à son élimination presque totale aux environs de quarante ans. Des facteurs du milieu tels que la nature du sol ou la conservation de quelques ligneux dans les champs influencent l'évolution de la strate herbacée, tout en retardant la vitesse de reconstitution, soit en provoquant l'installation de deux séries évolutives différentes.*

SUMMARY
(Original scientific paper)

Phytomass of the herbaceous layer of five fallows in the humid savanna (Booro-Borotou , Ivory-Coast)

We studied fallows developped after slash and burn agriculture in a humide savanna with restrained human impact. This article deals with the change in floristic composition and in phytomass of the herbaceous layer during both the seasonal cycle and the seral stages of succession

*The results obtained in the five fallows studied, demonstrate that the aboveground phytomass decreases with age, while the underground phytomass increases. A rapid establishment of the grass **Andropogon gayanus** is observed during the first years ; after ten years the fragmentation of their tussocks starts ; and after about forty years, they are almost eliminated. Environmental factors such as soil features and some trees left standing in the field, influence the evolution of the herbaceous layer, whether by reducing the rate regrowth or by inducing two different plant succession series.*

INTRODUCTION

L'étude a été menée en 1986 et 1987, dans le cadre du programme hydro-pédologique de recherche sur bassin versant (HYPERBAV) de l'ORSTOM (Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération).

Le bassin versant de BOORO-BOROTOU d'une superficie de 1,36 km² est situé dans le Nord-Ouest de la Côte d'Ivoire (Fig. 1) à 25 km au nord de Touba (latitude 8°28'N et longitude 7°3'W). Il appartient à une zone de savane humide du secteur sub-soudanais (GUILLAUMET et ADJANOHOUN, 1971) caractérisée par une pluviométrie de 1244 mm (moyenne sur 4 ans) et deux saisons : l'une sèche de quatre mois (42,1 mm de novembre à février), l'autre humide le reste de l'année (CHEVALLIER, 1988). L'altitude moyenne est de 455 m.

Le paysage est formé de savanes boisées, arborées, arbustives, herbeuses et d'une forêt galerie qui borde le marigot (MITJA, 1987). L'action anthropique s'y traduit par le passage annuel des feux, par le prélèvement de bois pour divers usages ménagers et par la présence de cultures et de jachères de divers âges (Fig. 2). Contrairement à d'autres régions de savane de Côte d'Ivoire, l'élevage est ici inexistant. L'impact de l'homme sur ce fragile écosystème de savane est de ce fait modéré.

* Reçu le 5 juin 1989 ; accepté le 7 août 1989.

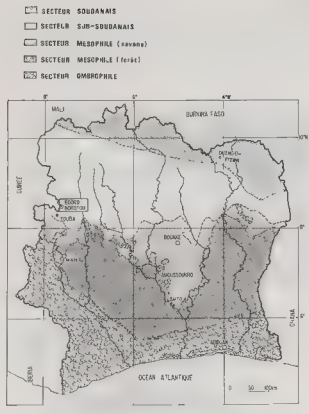


FIG. 1 — Situation geographique du site de Booro-Borotou en Côte-d'Ivoire (D'après GUILLAUMET et ADJANOHOUN, 1971).

Map of Ivory-Coast showing localisation of the study area of Booro-Borotou (from GUILLAUMET and ADJANOHOUN, 1971).

La strate herbacée, étudiée ici, est un bon marqueur de l'état de reconstitution du milieu. Le but de l'article est, dans un premier temps, de présenter des résultats sur la phytomasse de la strate herbacée, sur son évolution saisonnière et sur sa composition floristique. Dans un deuxième temps, ces mesures réalisées sur des jachères d'âge différent permettront de proposer des explications concernant l'évolution de la végétation après cultures dans une zone encore exempte de défrichements mécanisés. La strate ligneuse haute ne sera abordée dans cet article que globalement, comme complément à l'étude de la strate herbacée.

TERMINOLOGIE

Suivant les auteurs le terme biomasse, peut représenter strictement la matière vivante ou bien peuvent s'y ajouter la nécromasse dressée et la nécromasse au sol (CORNET, 1981) Une mise au point concernant la définition précise de quelques termes employés fréquemment dans cet article est donc nécessaire.

— **Jachères** : ce sont des terrains qui ont été cultivés et qui restent à l'abandon parfois très longtemps.

— **Strate herbacée** : elle comprend toutes les plantes herbacées ainsi que les plantules et les jeunes de moins de 2 m des espèces ligneuses, lianescentes ou arborescentes et toute matière, végétale présente sur le sol

— **Biomasse épigée** : elle correspond aux parties chlorophylliennes des végétaux ; une feuille dont l'extrémité est desséchée sera cependant rangée dans cette catégorie

— **Nécromasse dressée** : c'est la partie de végétaux entièrement desséchée, mais toujours en place.

— **Nécromasse au sol** ou **litière** : c'est la partie des végétaux posée sur le sol parfois en cours de decomposition

— **Phytomasse épigée** : c'est la somme des trois valeurs précédentes : biomasse épigée, nécromasse dressée et litière.

— **Plateau de tallage** : il correspond à la partie intermédiaire entre les tiges aériennes et les racines ceci essentiellement pour les *Poaceae* et les *Cyperaceae* (bien que l'usage de ce terme ne soit pas habituel pour les *Cyperaceae*, il a été utilisée pour la partie correspondante de ces plantes dont la morphologie est proche de celle des *Poaceae*).

— **Phytomasse hypogée** : c'est la somme des parties souterraines, vivantes ou mortes des végétaux présents herbacés ou ligneux.

MÉTHODES D'ÉTUDE

En 1987, quinze relevés de phytomasses épigée et hypogée (exprimés en t/ha de poids sec) ont été réalisés au total sur cinq jachères aux mois de mars, août et octobre Pour deux des jachères, quatre autres relevés de phytomasse hypogée avaient été effectués en septembre et octobre 1986.

La phytomasse épigée est récoltée sur 16 m² (quatre carrés de 4 m² pris au hasard, toutefois les carrés contenant un arbre sont éliminés). Chaque individu ou touffe présents, seront coupés au ras du sol, après avoir été identifiés et mesurés.

Un tri est effectué. Il consiste à séparer la biomasse, de la nécromasse dressée et de la nécromasse au sol. Les plateaux de tallage sont aussi récoltés. Les espèces sont regroupées en trois catégories :

— les *Poaceae* et *Cyperaceae* pour lesquelles quelques espèces importantes ont été isolées ;

— les autres herbacées y compris les lianes herbacées ;

— les ligneux arborescents et lianescents.

Un échantillonnage réalisé sur des surfaces de cette taille n'est pas suffisant pour tirer des conclusions concernant les ligneux, par contre il a été montré que ces méthodes décrivent bien le comportement des herbacées (CESAR, 1971)

La biomasse épigée récoltée en octobre est certainement proche du maximum annuel, comme c'est le cas dans d'autres savanes de Côte-d'Ivoire de climat proche (cinq des huit parcelles étudiées par CESAR (1971) à Lamto). Dans notre cas, nous constatons une très forte diminution de la pluviosité en octobre, accompagnée d'une insolation journalière de plus de 7 heures au lieu de 5 en septembre et d'une forte évapotranspiration de 4 mm/jour (CHEVALLIER, 1988) entaînant un arrêt de croissance et un dessèchement de la biomasse.

La récolte de la phytomasse hypogée est réalisée à l'aide de cylindres de 10,2 cm de diamètre que l'on enfonce dans le sol de 10 cm en 10 cm, jusqu'à 30 cm de profondeur (70 cm en 1986 pour deux des jachères). Dans chaque jachère, quatre prélèvements (seize en 1986 pour deux des jachères) de ce genre sont effectués, en mars, août et octobre. Les échantillons sont ensuite tamisés (maille de 2 mm). Les racines de plus de 1 cm de diamètre, sont séparées de celles de moins de 1 cm, des tiges souterraines, ainsi que des résidus végétaux, par un lavage. Les données retenues pour le calcul de la phytomasse racinaire de la strate herbacée sont seulement celles des racines de moins de 1 cm de diamètre et celles des tiges souterraines, les grosses racines de ligneux étant élimi-

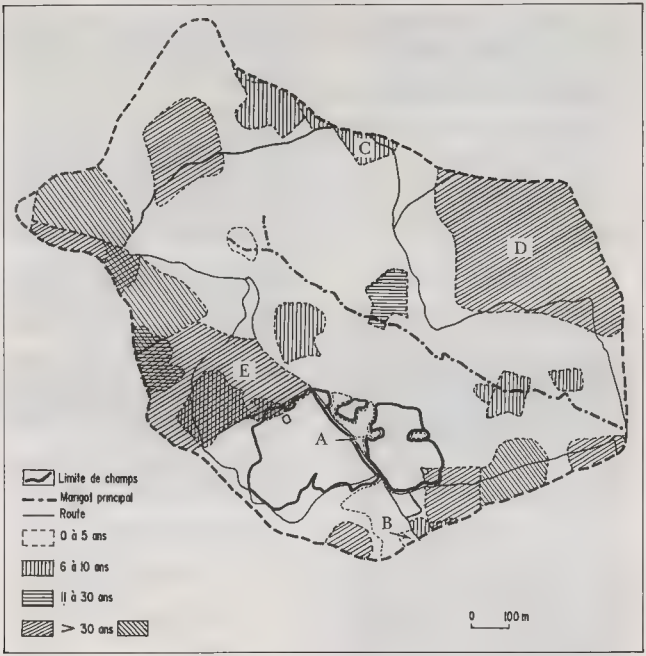


FIG. 2. — Le bassin versant de Booro-Borotou. Carte des jachères et des champs.

• Les zones cultivées deux fois sont repérées par la superposition de chacun des figurés.

The watershed of Booro-Borotou. Map of the fallows and fields.

• *The sites cultivated twice are represented by a double shading.*

nées. Toutefois les fines racines des grands ligneux n'ont pas pu être séparées de celles des végétaux de la strate herbacée. Cette méthode est conforme à celle employée en zone de savane par de nombreux auteurs : CÉSAR (1971 et 1981), FOURNIER (1982a, 1982b et 1983) et BILLÉ (1977).

Le séchage des parties épigées et hypogées, commencé sur le terrain a été achevé à Abidjan (étuve à 80°C) où les échantillons ont été pesés.

Ces mesures permettent d'obtenir les résultats suivants :

— présence des espèces ;

— biomasse et son évolution annuelle ;

— nécromasse dressée et au sol, et son évolution annuelle ;

— rapport entre les parties souterraines et les parties aériennes.

Les mesures de biomasse et de nécromasse sont exprimées en poids sec.

PARCELLES D'ÉTUDE

Cinq relevés ont chacun été choisis, dans cinq jachères différentes (jachère A : relevé de 2 ans, jachère B : relevé de 5 ans, jachère C : relevé de 10 ans, jachère D : relevé de 40 ans et jachère E : relevé de 42 ans) pour étudier l'évolution de la phytomasse de la strate herbacée au cours de la reconstitution de la végétation. Malgré les précautions prises concernant le choix des jachères anciennement cultivées pendant 6à 10 ans par des villageois de Booro-Borotou (même village-même ethnie) et leur proximité, situées sur le même bassin versant (Fig. 2) à une distance équivalente du marigot (400à 600 m), il faut rester prudent dans l'interprétation des résultats d'une telle étude synchronique (MITJA & HLADIK, 1989). La différence de deux ans entre les jachères D et E ne peut être prise en compte car l'incertitude sur la datation des jachères de plus de 30 ans est évaluée à deux ou trois ans. L'âge des jachères a été déterminé par enquête auprès des cultivateurs concernés et confirmé par d'autres villageois.

Les cultures villageoises sont généralement installées sur des sols rouges ferrallitiques gravillonnaires ou sur des sols ocres ferrugineux. Quatre relevés, parmi les cinq, sont situés sur des sols rouges (B, C et D) ou à la limite des sols rouges et des sols ocres (A), le cinquième sur des sols ocres(E), (FRITSCH & PLANCHON, 1987).

Il est bien connu que le passage du feu qui intervient chaque année sur l'ensemble des jachères et des champs, influence fortement la reconstitution de la végétation (DEVINEAU *et al.*, 1984 ; MONNIER, 1981) ; pour la période qui nous concerne, fin 1986 début 1987, des feux ont successivement brûlé chacune des jachères entre le 14 décembre et le 18 février (14 décembre jachère E, 5 janvier jachère C et D, 9 janvier jachère B et 18 février jachère A). Les feux sont intervenus dans tous les cas en pleine saison sèche.

Dans cette région de savane humide, chaque champ appartenant à un paysan ou à un groupe de villageois de la même famille, se compose d'une mosaïque de parcelles occupées par des cultures différentes. Les défrichements sont réalisés manuellement et de nombreux arbres sont laissés sur place, les uns étant conservés vivants, les autres étant brûlés à la base. Une partie du bois provenant de l'abattage de certains ligneux est transporté au village et sert de bois de feu, le reste est laissé dans le champ.

En général, l'assolement débute par la culture de l'igname (*Dioscorea spp.*), planté sur buttes et grimpant sur les arbres vivants ou morts encore présents dans le champ. Ensuite vont se succéder dans un ordre variable suivant le choix du cultivateur : riz (*Oryza sativa*), arachide (*Arachis hypogaea*), coton (*Gossypium spp.*), haricot (*Phaseolus spp.*), gombo (*Abelmoschus esculentus*), oseille (*Hibiscus sabdariffa*), patate douce (*Ipomoea batatas*), maïs (*Zea mays*) et enfin manioc (*Manihot esculenta*) qui représente souvent la dernière culture de l'assolement. Quelques variantes peuvent exister (CAMARA, 1989).

Le système de culture est complexe (CAMARA & MITJA, en prép.). Tous les ans, les paysans défrichent une nouvelle parcelle contiguë aux autres et qui est ajoutée au champ initial ; de même, au bout de quelques années de culture, des zones trop envahies par les herbacées peuvent être abandonnées prématurément. Après l'arrêt de la culture sur la totalité du champ, l'ensemble de ces parcelles, utilisées et abandonnées depuis plus ou moins longtemps, constituera la jachère. Le contour extérieur du champ diffère donc d'une année à l'autre. De même, à l'intérieur d'un même champ, les limites de chacune des parcelles cultivées ne sont pas maintenues.

Le passé cultural précis des jachères dont le sol a été utilisé pendant 6, 10 ans ou parfois davantage est donc inconnu dans la plupart des cas, surtout pour les jachères les plus anciennes (C, D et E) pour lesquelles nous connaissons seulement la date d'abandon du champ. Pour les jachères les plus récentes (A et B) nous pouvons préciser exactement la date d'abandon de la zone où le relevé a été réalisé.

Le point zéro de la jachère correspond, ici, à l'arrêt du sarclage, après la plantation de la dernière culture d'assolement, qui est le manioc et non à la date du brûlis comme en zone de forêt humide (MITJA & HLADIK, 1989). C'est à partir de ce moment que la reconstitution du milieu commence ; en effet, lors de la récolte du manioc qui est occasionnelle et étalée dans le temps, parfois sur plusieurs années, la perturbation de la végétation est minime.

Pour faciliter la lecture nous appellerons «jachère» la zone correspondant aux relevés, réalisés sur une partie homogène de chacune des jachères.

RÉSULTATS

A — *CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE LA STRATE LIGNEUSE HAUTE*

La strate ligneuse haute (⩾ à 2 m) situés au-dessus des relevés herbacés, dans les diverses jachères, est étudiée par ailleurs (MITJA, en prép.). Le tableau I en donne un résumé synthétique. Les relevés ont été effectués sur 250 m² pour les deux jachères (A et B) les plus jeunes de 2 et 5 ans et sur 1000 m² dans les trois jachères de 10 ans et 40 ans. Les jachères A et B sont des savanes arbustives claires, C une savane arbustive dense, E une savane boisée basse et la zone de D où le relevé a été fait correspond à une savane boisée haute. Il est utile de préciser que la jachère D n'est pas homogène et comporte d'autres types de végétations installés sur des sols différents des sols rouges, que nous n'étudierons pas ici.

TABLEAU 1

Caractéristiques générales des cinq jachères. Relevés des 250 m² pour les jachères A et B, relevés de 1000 m² pour les jachères C, D et E

Structural caracteristics of the five fallows (surveys of 250 m² in the fallows A and B, 1000 m² in the fallows C, D and E).

AGE DES JACHERES	A = 2ANS	B = 5ANS	C = 10ANS	D ± 40ANS	E ± 40ANS
TYPE DE SAVANE	ARBUSTIVE			BOISEE	
	CLAIRE	CLAIRE	DENSE	HAUTE	BASSE
RECOUVREMENT DES LIGNEUX HAUTS	< 20 %	< 20 %	35 %	65 %	75 %
HAUTEUR DES LIGNEUX	≤ 8 m	≤ 8 m	≤ 16 m	qqs i>20m	≤ 20 m
SURFACE TERRIERE EN m2/na ligneux de plus de 1 cm de diamètre	2,7	5,5	10,3	26,5	21
NOMBRE D'INDIVIDUS pour 1000m2 (NOMBRE DE TRONCS) ligneux de plus de 2 m de haut	88 (344)	84 (272)	161 (245)	78 (85)	101 (102)
TYPE DE SOL DU RELEVE	LIMITE RGE-OCRE	ROUGE	ROUGE	ROUGE	OCRE

B — *FLORISTIQUE DE LA STRATE HERBACÉE*

Des informations floristiques générales sont obtenues par l'analyse de relevés effectués sur une surface totale de 48 m², soit trois fois 16 m², par jachère (tableau 2).

Les familles les mieux représentées sont les *Poaceae* (13 genres, 19 espèces), les *Fabaceae* (12 genres, 16 espèces), les *Asteraceae* (7 genres, 9 espèces), les *Euphorbiaceae* (6 genres, 6 espèces), les *Rubiaceae* (5 genres, 6 espèces) et les *Cyperaceae* (5 genres, 5 espèces).

Le nombre d'espèces recensées lors des divers relevés dans chacune des jachères est compris entre 58 à 67 (soit 125 espèces différentes en tout).

Pour simplifier l'analyse, les plantes ont été regroupées en trois catégories définies *a priori* :

— *Poaceae* et *Cyperaceae*,

— autres herbacées,

— ligneux.

Poaceae* et *Cyperaceae (24 espèces)

Ces espèces (tableau 2) représentent de 75 à 97 % de la biomasse en octobre, avec de 8 à 13 espèces dans les jachères A, B, C et E, et 16 espèces dans la jachère D.

Quatre espèces sont communes à tous les relevés : *Andropogon gayanus, Andropogon tectorum, Beckeropsis uniseta* et *Mariscus alternifolius*.

Si on calcule l'abondance relative d'après les résultats de la biomasse obtenue en octobre (période estimée correspondre à la biomasse la plus forte vers la fin de la saison des pluies), les deux *Andropogon* représentent de 60 à 84 % de la biomasse pour les jachères A, B, C et E. La biomasse de la jachère D est, au contraire, en grande partie constituée de l'espèce annuelle *Hyparrhenia welwitschii* (33 %). D'autres espèces annuelles telles que *Euclasta condylotricha* sont aussi présentes. Cette jachère D est, d'autre part, riche en espèces généralement rencontrées dans les savanes «naturelles» arbustives ou arborées présentes sur le bassin versant ; ce sont *Andropogon schirensis* et *Andropogon ascinodis*. Dans cette jachère D, les deux Poacées *Andropogon gayanus* et *A. tectorum* ne représentent qu'une très faible partie de la biomasse (0,4 %).

Certaines espèces comme *Digitaria adscendens, Kyllinga erecta* et *Sporobolus pyramidalis* sont des adventices des champs ,et on les retrouve, pour les deux premières dans la jachère A et pour la suivante dans les jachères A, B et C.

Autres herbacées (61 espèces)

Neuf espèces sont communes à tous les relevés : *Curculigo pilosa, Commelina erecta, Cyanotis longifolia, Pandiaka heudelotii, Stylochiton hypogaeus, Borreria scabra, Aframomum latifolium, Aspilia africana* et *Dissotis grandiflora*.

Six autres espèces, adventices des champs sont présentes dans les jachères A ou B : *Bidens pilosa, Vernonia paucijlora, Erigeron floribundus, Boerhavia erecta, Euphorbia hirta* et *Corchorus fascicularis*.

Ces espèces herbacées sont peu nombreuses dans les jachères A, B et C (0,2 à 1,6 % de la biomasse en octobre), alors qu'elles sont plus nombreuses dans les jachères D et E (9,6 % de la biomasse).

Ligneux (40 espèces)

Cette catégorie est formée par les jeunes individus (< 2 m) et les plantules des espèces ligneuses présentes dans le milieu.

Six espèces sont communes à tous les relevés : *Daniellia oliveri, Bridelia ferruginea, Terminalia glaucescens, Parinari curatellifolia, Annona senegalensis* et *Dioscorea sp.*

TABLEAU 2

Liste des espèces rencontrées dans la strate herbacée des cinq jachères (= lianes et (c) = cultivé)*

Species list of plant observed in the herbaceous layer of the five fallows (= vines et (c) = cultivated species)*

POACEAE ET CYPERACEAE

FAMILLES	ESPECES	JACHERES				
		A	B	C	D	E
POA.	Hyparrhelia dissoluta (Nees ex Steud)Wnd. Clayton					X
POA.	Hyparrhenia welwitschii (Rendle) Stapf					X
POA.	Andropogon asciculis C. B. Cl					X
POA.	Schizachyrium condyloticha (Hochst ex Steud.)Stapf					X
POA.	Panicum phragmitoides Stapf					X
POA.	Andropogon schirensis Hochst. ex A. Rich					X
POA.	Monocymbium polystachyon (Linn.) Schult				X	X
POA.	Andropogon gayanus Kunth	X	X	X	X	X
POA.	Andropogon lectorum Schum & Thonn	X	X	X	X	X
POA.	Beckeropsis uniseta (Nees) K. Schum	X	X	X	X	X
CYPERA.	Marisneus alternifolius Vahl	X	X	X	X	X
POA.	Rottboellia exaltata Linn. f.	X	X		X	X
POA.	Chasmopodium caudatum (Hack.) Stapf	X	X		X	X
POA.	Sporobolus pyramidalis P. Beauv.	X	X	X		
POA.	Hyparrhenia smithiana (Hook. f.) Stapf	X		X	X	
POA.	Paspalum scrobiculatum Linn.	X	X		X	
CYPERA.	Scleria naumanniana Boeck.		X	X	X	
POA.	Digitaria abyssinica (Hunth) Henr.	X			X	
CYPERA.	Cyperus sphaerolatus Rottb.	X	X			
CYPERA.	Bulbostylis filamentosa (Vahl) C. B. Cl.		X	X		
POA.	Digitaria diagonalis (Nees) Stapf			X	X	
POA.	Isperata cylindrica (Linn.) P. Beauv.		X	X		
CYPERA.	Kyllinga erecta Schumach.	X				
POA.	Panniatum hordeoides (Lam.) Steud.	X				

LIGNEUX DE MOINS DE 2 M

FAMILLES	ESPECES	JACHERES				
		A	B	C	D	E
BOMBACA.	Bombax costatum Pellegr. & Vuillet					X
FABA.	Lyphirria senegalensis DC.					X
COMBRETA.	Combretum molle R. Br. ex G. Don				X	
COMBRETA.	Combretum ghasalense Engl. & Diels					X
LOGANIA.	Strychnos spinosa Lam.					X X
MELIA.	Khaya senegalensis (Desv.) A. Juss.				X	X
HIPPOCRATEA.	Apodostigma pallens (Planch. ex Oliv.) Wilczek				X	X
CAESA.-PINIA.	Dantellia oliveri (Rolfe) Hutch. & Dalz	X	X	X	X	X
CLUSIACEA.	Bickellia ferruginea Benth.	X	X	X	X	X
COMBRETA.	Terminalia glaucescens Planch. ex Benth.	X	X	X	X	X
ANNONA.	Annona senegalensis Pers.	X	X	X	X	X
ROSA.	Parinari curatellifolia Planch. ex Benth.	X	X	X	X	X
DIOSCOREA.	Dioscorea sp.*	X	X	X	X	X
HYPERICA.	Psorospermum glaberrimum Hochr.	X	X	X		
OCHNA.	Lophira lanceolata Van Tiegh. ex Keay	X	X	X	X	
EUPHORBIA.	Hymenocardia acida Tull.	X	X		X	X
DIOSCOREA.	Dioscorea bulbifera Linn. *	X	X	X		X
RANUNCUL.	Clematis hirsuta Guill. & Perr.*	X	X			X
RUBIA.	Crossopteryx febrifuga (Afzel. ex G. Don) Benth.	X	X	X		
FABA.	Afrormosia laxiflora (Benth. ex Bak.) Harms	X		X	X	
FABA.	Pterocarpus erinaceus Poir.	A		X	X	
FABA.	Mucuna pruriens (Linn.) DC.*		X	X	X	
RUBIA.	Nauclea latifolia Sm.*	X			X	
LIANA.	Irvingia gutenensis (Schum. & Thonn.) Ficalho	X	X			
TILIA.	Grewia mollis Juss.		X		X	
VERTI.-NA.	Vitex doniana Sweet		X		X	
MIMOSA.	Parkia biglobosa (Jacq.) Benth.		X		X	
MIMOSA.	Entada abyssinica Steud. ex A. Rich.		X		X	
FABA.	Albizia zygia (DC.) J. F. Macbr.		X	X		
MORAC.	Ficus vallis choudae Del.		X	X		
ANACLIDA.	Clausa dimorgii Engl. & Brandt*		X	X		
COMBRETA.	Terminalia macroptera Guill. & Perr.			X	X	
ANACARDIA.	Lannea kerstingii Engl. & K. Krause			X	X	
RUBIA.	Gardenia erubescens Stapf & Hutch.			X	X	
MIMOSA.	Prosopis africana (Guill. & Perr.) Taub.			X		
CAESALPINIA.	Detarium microcarpum Guill. & Perr.		X			
EUPHORBIA.	Phyllanthus discoideus (Baill.) Müll. Arg.		X			
VERBENA.	Vitex simplicifolia Oliv.		X			
EUPHORBIA.	Manihot esculenta Crantz (c)	X				
DIOSCOREA.	Dioscorea dumetorum (Kunth) Pax*	X				

AUTRES HERBACEES

FAMILLES	ESPECES	JACHERES				
		A	B	C	D	E
CONVOLVULA.	Ipomoea eriocarpa (Linn.) R. Br.-Gawl.*					X
ARAC.	Anchomanes difformis (Bl.) Engl.					X
MALVA.	Hibiscus asper Hook. F.					X
ASCLEPIADA.	Brachystelma sp.					X
CONVOLVULA.	Ipomea heterotricha F. Didr.*					X
AMPELIDA.	Cissus waterlotii A. Chev.					X
MALVA.	Hibiscus sp.					X X
MALVA.	Sida rhombifolia Linn.					X X
HYPOXIDA.	Curculigo pilosa (Schum. & Thonn.) Engl.				X	X X
COMMELINA.	Commelina erecta Linn.				X	X X
COMMELINA.	Cyanotis longifolia Benth.				X	X X
AMARANTHA.	Pandiaka heudelotii (Moq.) Hook. F.				X	X X
ARAC.	Stylochiton hypogaeus Lmpr.				X	X X
RUBIA.	Borreria scabra (Schum. & Thonn.) K. Schum.				X	X X
MALVA.	Afrarmomum latifolium (Afzel.) K. Schum.				X	X X
ASTERA.	Aspilia africana (Pers.) C. D. Adams				X	X X
MELASTOMATA.	Dissotis grandiflora (Sm.) Benth.				X	X X
ASTERA.	Vernonia smithiana Less.				X	X X
KALSALPINIA.	Cassia mimosoides L. Mnch.				X	X X
ASTERA.	Vernonia guineensis Benth.				X	X X
TACCA.	Tacca leptostachioides (Linn.) O. Ktze.				X	X X
ARAC.	Dracodium rancalenense G. Don				X	X X
ARAC.	Amorphophallus abyssinicus (A. Rich.) N. E. Br.				X	X X
ACANTHA.	Monechma dezqueraetum (T. Anders.) C. B. Cl.				X	X X
FABA.	Indigofera dendroides Jacq.				X	X
FABA.	Urgirea altissima (Linn. f.) Bak.				X	X
LABI.	Platostoma africanum P. Beauv.				X	X
FABA.	Vigna spp				X	X
VERBENA.	Lantana rhodesiana Moldenke				X	X
ARAC.	Amorphophallus johnsonii N. E. Br.		X		X	
OXALIDA.	Biophytum petersianum Klotzch		X		X	
FABA.	Uraria picta (Jacq.) DC.		X			X
ORCHIDA.	Nervilia sp.		X			
TILIA.	Corchorus fascicularis Lam.		X	X		
ACANTHA.	Phaulopsis falcispala C. B. Cl.			X	X	
FABA.	Desmodium gangeticum (Linn.) DC.			X	X	
EUPHORBIA.	Tragia senegalensis Müll. Arg.*			X		X
ASTERA.	Blumea aurita (Linn. f.) DC.			X	X	
LABI.	Inconnue			X		X
SOLANA.	Schwenckia americana Linn.			X		X
IRIDA.	Gladiolus psittacinus Hook.			X X		
FABA.	Vigna racemosa (G. Don) Hutch. & Dalz.*			X X		
POLYGALA.	Polygala arenaria Willd.			X X		
FABA.	Tephrosia bracteolata Guill. & Perr.				X X	
FABA.	Inconnue				X	
FABA.	Eriosema molle Hutch. ex Milne-Redhead				X	
FABA.	Vigna reticulata Hook. F.*				X	
AMPELIDA.	Cissus adenocaulis Steud. ex A. Rich.*				X	
ASTERA.	Tridactolum africanum Oliv. & Hiern				X	
RUBIA.	Borreria sp.				X	
DIOSCOREA.	Dioscorea hirtiflora Benth.*				X	
ASTERA.	Lactuca capensis Thunb.				X	
RUBIA.	Inconnue				X	
FABA.	Eriosema glomeratum (Guill. & Perr.) Hook. F.				X	
ASTERA.	Bidens pilosa Linn.			X		
ASTERA.	Vernonia pauciflora (Willd.) Less.			X		
ASTERA.	Erigeron floribundus (H. B. & K.) Sch. Bip.			X		
MYCTAGINA.	Boerhavia erecta Linn.			X		
EUPHORBIA.	Euphorbia hirta Linn.			X		
ORCHIDA.	Habenaria sp.			X		
FABA.	Pseudarthria hookeri Wight & Arn.			X		

TABLEAU 3

Phytomasse épigée et poids des plateaux de tallage de la strate herbacée des cinq jachères mesurées à partir de prélèvements de 16 m² (4 × 4 m²), exprimée en poids sec (t/ha).

* *y compris Hyparrhenia welwitschii, Andropogon gayanus et A. tectorum*
—— *Biomasses et phytomasses épigées maximales*

Aboveground phytomass of the herbaceous layer in the five fallows, weight of crown is mesured separately. (sample of 16 m² expressed as t.ha⁻¹, dry weight).

* *Hyparrhenia welwitschii, Andropogon gayanus et A. tectorum are included*
—— *Aboveground biomass and phytomass*

AGE DES JACHERES	A . 2 ANS			B : 5 ANS			C 10 ANS			D ± 40 ANS			E ± 40 ANS		
DATE DE RECOLTE EN 1987	MARS	AOUT	OCT	MARS	AOUT	OCT	MARS	AOUT	OCT.	MARS	AOUT	OCT.	MARS	AOUT	OCT.
BIOMASSE D'ESPECES DOMINANTES															
Andropogon gayanus & A. tectorum	0,45	2,15	8,35	0,77	3,19	5,02	0,93	3,45	4,58	0,03	0,05	0,01	0,19	1,14	2,08
Hyparrhenia welwitschii	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,35	0,75	0	0	0
BIOMASSE															
POACEAE ET CYPERACEAE (TOTAL)*	0,48	5,42	9,21	0,79	3,60	5,68	0,96	3,60	5,60	0,20	1,16	1,81	0,20	1,32	2,54
AUTRES HERBACEES	€	0,13	0,26	0,03	0,14	0,17	0,02	0,07	0,02	0,03	0,56	0,35	0,02	0,08	0,61
LIGNEUX	0,11	1,01	0,48	0,19	0,55	0,82	0,17	0,42	0,13	0,16	0,29	0,11	0,16	0,23	0,24
TOTAL	0,59	6,56	9,95	1,01	4,29	6,67	1,15	4,09	5,75	0,39	2,01	2,27	0,38	1,63	3,39
NECROMASSE DRESSEE															
POACEAE ET CYPERACEAE	0,22	2,98	3,81	3,82	4,10	4,43	2,65	3,58	3,84	0,16	0,40	0,38	0,84	1,20	1,45
AUTRES HERBACEES	0	0,01	0,01	0,10	0,06	0,01	€	0,01	€	0,18	0,02	0,01	0	€	0,02
LIGNEUX	0,30	0,19	0,31	0,11	0,04	0,07	0,05	0,25	€	0,18	0,05	0,01	0,09	0,05	0,02
TOTAL	0,52	3,18	4,13	4,03	4,20	4,51	2,70	3,84	3,84	0,52	0,47	0,40	0,93	1,25	1,49
NECROMASSE AU SOL															
POACEAE ET CYPERACEAE	0,33	0,43	0,62	0,98	0,61	1,41	1,13	0,87	2,05	0,17	0,21	0,27	0,43	0,92	0,46
AUTRES HERBACEES	0	0	0	0	0	0,03	0	€	0	0,08	0,05	0,03	0	€	0,03
LIGNEUX	4,34	3,80	2,97	0,12	1,05	0,14	0,75	0,28	0,50	1,13	1,67	0,69	1,91	0,81	0,95
TOTAL	4,67	4,23	3,59	1,10	1,66	1,58	1,88	1,15	2,55	1,38	1,93	0,99	2,34	1,73	1,44
BIOMASSE + NECROMASSE DRESSEE	1,11	9,74	14,08	5,04	8,49	11,18	3,85	7,93	9,59	0,91	2,48	2,67	1,31	2,88	4,88
PHYTOMASSE EPIGEE = BIOMASSE + NECROMASSE DRESSEE + N. AU SOL	5,78	13,97	17,67	6,14	10,15	12,76	5,73	9,08	12,14	2,29	4,41	3,66	3,65	4,61	6,32
POIDS DES P. DE TALLAGE	0,29	1,91	2,08	1,72	2,00	1,59	1,86	1,57	0,81	0,35	0,28	0,34	0,20	0,51	0,75

Trema guineensis, caractéristique des jachères dans les forêts denses humides (MITJA & HLADIK, 1989), est également présent dans les jachères de savane les plus récentes. Le Manioc planté, est encore présent, mais déjà sénescent, dans la jachère A de 2 ans.

La proportion des ligneux est dans tous les cas inférieure à 10 %.

C — *PHYTOMASSE ÉPIGÉE ET POIDS DES PLATEAUX DE TALLAGE*

Les mesures de phytomasse épigée et de poids des plateaux de tallage effectuées successivement en mars, août et octobre, décrivent l'évolution de la végétation au cours de la saison des pluies. La comparaison de ces phytomasses dans les jachères d'âge croissant décrivent l'évolution au cours du temps (tableau 3 et fig. 3).

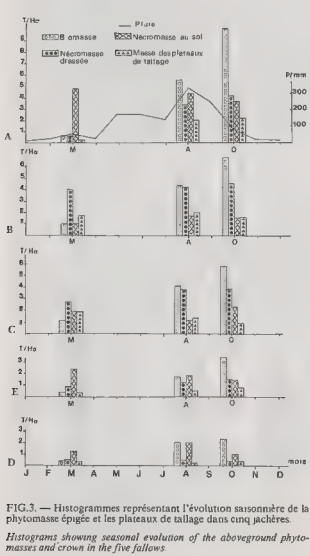


FIG.3. — Histogrammes représentant l'évolution saisonnière de la phytomasse épigée et les plateaux de tallage dans cinq jachères.

Histograms showing seasonal evolution of the aboveground phytomasses and crown in the five fallows

1. Biomasse

En mars 1987, la biomasse représente toujours moins de 20 % du total de la phytomasse aérienne, elle varie de 0,38 à 1,15 t/ha suivant les jachères. La jachère A, la plus jeune, et les deux plus âgées D et E ont les biomasses les plus faibles avec respectivement 0,59, 0,39 et 0,38 t/ha, alors que dans les jachères B et C les biomasses sont de 1,01 et 1,15 t/ha.

En août, la biomasse est de 3,5 à 11 fois plus forte, suivant les jachères, atteignant des valeurs de 1,63 à 6,56 t/ha, avec une très forte croissance dans la jachère A, la plus récente (11 fois soit 6,56 t/ha) et une croissance notable dans les jachères B, C, D et E avec respectivement 4,29, 4,09, 2, 01 et 1,63 t/ha.

La croissance se poursuit jusqu'en octobre avec une biomasse une fois et demi plus forte qu'en août pour les jachères A, B, C et D soit respectivement 9,95, 6,67, 5,75 et 2,37 t/ha et qui arrive à doubler dans la jachère E avec 3,39 t/ha.

La biomasse augmente donc, de mars à octobre, dans toutes les jachères, à des vitesses variables et sa valeur maximale, en octobre, est inversement proportionnelle à l'âge de la jachère.

La biomasse mesurée ne correspond en aucun cas à la quantité de matière végétale produite. En effet,une partie de la matière vivante se dessèche au fur et à mesure que la plante croît et nous ne mesurons, au temps t, que la valeur globale traduisant la différence entre l'accroissement et la perte de la biomasse. Il en est de même pour les deux autres catégories de phytomasse. La production et la diminution de chacune d'elles dépendent non seulement de l'évolution des deux autres mais aussi de facteurs climatiques ou fauniques.

2. Nécromasse dressée

En mars, la nécromasse dressée, issue en grande partie des tiges de *Poaceae* produites l'année précédente, que le feu a partiellement brûlées varie suivant la jachère. Elle est faible, de l'ordre de 0,52 t/ha sur la plus jeune jachère (A) ainsi que sur les deux plus âgées (D et E) où elle atteint respectivement 0,52 et 0,93 t/ha. Les jachères B et C se caractérisent, en revanche, par une forte nécromasse dressée, 4,03 et 4,51 t/ha.

Dans quatre cas sur cinq, elle augmente jusqu'en août pour atteindre respectivement pour les jachères A, B et C, 3,18, 4,2 et 3,84 t/ha et une valeur plus modérée, de 1,25 t/ha, pour la jachère E. Dans le cas de la jachère D, elle diminue légèrement pour atteindre la valeur de 0,47 t/ha.

L'accroissement de nécromasse dressée se poursuit dans la majorité des cas (quatre cas sur cinq) jusqu'en octobre avec de fortes valeurs pour les jachères A, B et C soit respectivement 4,13, 4,51 et 3,84 t/ha et une valeur inférieure de 1,49 t/ha pour la jachère E. Dans la jachère D, la nécromasse dressée continue à diminuer avec seulement 0,4 t/ha.

Le plus souvent, de mars à octobre, la nécromasse dressée augmente. Au contraire, dans le cas de l'une des jachères âgées cette nécromasse diminue

3. Nécromasse au sol

L'évolution de la nécromasse au sol, aussi appelée litière, varie beaucoup d'une jachère à l'autre. Les différences entre les jachères semblent s'atténuer en fin de saison des pluies. En mars, la nécromasse au sol représente de 12 à 81 % de la phytomasse aérienne suivant les jachères. C'est dans la

FIG. 4. — Évolution saisonnière et répartition en profondeur de la phytomasse hypogée dans cinq jachères.
Diagrams of the vertical distribution and seasonal evolution of underground phytomass in the five fallows.

TABLEAU 4

Évolution saisonnière et répartition en profondeur de la phytomasse hypogée des cinq jachères (exprimée en poids sec : t/ha)

Seasonal evolution and vertical distribution of the underground phytomass of the herbaceous layer in the five fallows (expressed as $t.ha^{-1}$, dry weight).

ANNEE 86	AGE DES JACHERES	
PROFONDEUR	D±10ANS	E±10ANS
SEPTEMBRE		
0-10 cm	2,99	2,33
10-20 cm	2,74	1,52
20-30 cm	0,41	0,92
30-40 cm	0,06	0,19
40-50 cm	0,29	0,04
50-60 cm	0,17	0,08
60-70 cm	0,02	0,03
TOTAL 0-30 cm	6,14	4,76
TOTAL 0-70 cm	6,68	5,10
OCTOBRE		
0-10 cm	2,75	4,52
10-20 cm	3,46	3,17
20-30 cm	0,14	1,10
30-40 cm	0,16	1,30
40-50 cm	0,64	0,12
50-60 cm	0,15	0,58
60-70 cm	0,05	0,00
TOTAL 0-30 cm	6,35	8,78
TOTAL 0-70 cm	7,35	10,78

ANNEE 87	AGE DES JACHERES				
PROFONDEUR	A:2ANS	B:5ANS	C:10ANS	D±10ANS	E±10ANS
MARS					
0-10 cm	0,36	1,56	3,10	1,88	4,62
10-20 cm	0,31	0,61	0,83	1,10	1,55
20-30 cm	0,75	0,32	0,32	1,74	1,07
TOTAL 0-30 cm	1,42	2,50	4,25	4,72	7,23
AOUT					
0-10 cm	1,13	2,37	2,22	4,70	2,59
10-20 cm	0,68	0,78	2,03	2,28	1,14
20-30 cm	0,42	0,87	0,87	1,24	1,32
TOTAL 0-30 cm	2,23	4,02	5,12	8,21	5,05
OCTOBRE					
0-10 cm	2,70	2,72	1,85	2,77	1,64
10-20 cm	2,28	0,58	2,31	3,51	1,32
20-30 cm	1,09	0,15	0,39	1,13	0,53
TOTAL 0-30 cm	6,06	3,46	4,55	7,40	3,49
MOYENNE 0-30 cm DE 1987	3,23	3,33	4,64	6,78	5,25

jachère A qu'elle est la plus forte avec 4,67 t/ha ; puis les valeurs diminuent avec 2,34 t/ha dans la jachère E, 1,88 t/ha dans la jachère C, 1,38 t/ha dans la jachère D et enfin la valeur la plus faible de 1,1 t/ha dans la jachère B.

En octobre,cette nécromasse au sol ne représente plus que de 12 à 21 % de la phytomasse aérienne suivant les jachères avec encore 3,59 t/ha dans la jachère A ainsi que 2,55 t/ha dans la jachère C, 1,58 t/ha dans la jachère B, 1,38 t/ha dans la jachère E et 0,99 t/ha dans la jachère D.

La nécromasse au sol est, de loin, plus forte dans la jachère A que dans les autres. Ses variations ne sont que faiblement liées à l'évolution de la strate herbacée. Les branches des ligneux hauts, présents avant le défrichement, qui gisent encore sur le sol et les tiges de manioc dont les tubercules ont été récoltés produisent cette nécromasse, alors que la faune du sol la détruit, modifiant ainsi les organisations pédologiques de surface (VALENTIN, 1987).

4. Poids des plateaux de tallage

Rarement mesurés, les plateaux de tallage peuvent représenter une partie importante de la masse des *Poaceae* et des *Cyperaceae* et atteindre de fortes valeurs, comme dans la jachère A en octobre, avec une masse de 2,06 t/ha. Globalement, leur masse est plus forte dans les jachères récentes A, B et C (sauf en mars dans la jachère A), que dans les jachères âgées D et E.

D — *PHYTOMASSE HYPOGÉE*

Les relevés de 1986 dans les jachères D et E, effectués jusqu'à une profondeur de 70 cm montrent que 88 % (moyenne des quatre mesures) de la phytomasse racinaire se situe dans les trente premiers centimètres (tableau 4 et fig. 4). Les mesures de 1987 ont donc été réalisées sur des profondeurs de 30 cm seulement. Ceci pour une perte de précision minime, économise de gros efforts matériels.

Dans le but de comparer nos valeurs à celles obtenues par d'autres auteurs nous avons corrigé nos mesures, dans un premier temps, à partir des données de 86 et des mesures de 87, nous avons extrapolé à 70 cm de profondeur ; enfin dans un deuxième temps, en nous basant sur les travaux réalisés par CÉSAR (comm. pers.) nous avons recalculé ces données pour pallier les pertes de biomasse (30 %) survenues lors du tri au tamis de maille 2 mm par rapport au tamis de maille 1 mm (tableau 5).

Généralement nous observons la plus forte phytomasse racinaire dans les dix premiers centimètres ou parfois entre dix et vingt centimètres de profondeur.

Il est classique de calculer la phytomasse racinaire moyenne annuelle dans le but de la comparer à la phytomasse épigée (CÉSAR, 1971 et FOURNIER , 1990). Dans ce travail, la phytomasse racinaire moyenne annuelle est calculée par la moyenne des 3 mesures faites en 1987.

TABLEAU 5

Rapport des phytomasses hypogées et épigées (mesurées et calculées) dans les cinq jachères, exprimée en poids sec (t/ha).

Relation between undergroundand aboveground phytomasses of the herbaceous layer in the five fallows (mesured and calculated, expresse as t.ha^{-1}, dry weight)

AGE DES JACHERES	A-2ANS	B:5ANS	C:10ANS	D:40ANS	E:40ANS
TYPE DE SAVANE	ARBUSTIVE			BOISEE	
	CLAIRE	CLAIRE	DENSE	HAUTE	BASSE
PHYTOMASSE HYPOGEE MOYENNE MESUREE DE 0-30 cm	3,23	3,33	4,64	6,78	5,25
PHYTOMASSE HYPOGEE MOYENNE CALCULEE DE 0-70 cm	3,67	3,78	5,27	7,7	5,97
PHYTOMASSE HYPOGEE MOYENNE TOTALE CALCULEE (TAMIS DE MAILLE 1 mm)	5,24	5,4	7,5	11	8,5
PHYTOMASSE EPIGEE MAXIMALE MESUREE EXEMPTE DE LA LITIERE LIGNEUSE	14,08	11,18	9,59	2,67	4,88
RAPPORT PHYT.EPI.MAX/PHYT.HYP.MOY.TOT.	2,69	2,07	1,28	0,24	0,57

La phytomasse racinaire est tout d'abord très faible (jachère A et B) puis elle augmente avec l'âge de la jachère. En effet, les fines racines de ligneux viennent s'ajouter aux racines d'herbacées dans les jachères les plus âgées.

DISCUSSION

Remarques méthodologiques

Dans le cas des savanes de Côte-d'Ivoire la valeur généralement utilisée pour décrire la partie épigée de la strate herbacée, vivante ou morte, correspond à la phytomasse aérienne exempte de litière ligneuse ; ce choix présente un inconvénient lorsque l'on travaille dans des zones à recouvrement ligneux important. En effet, dans ce cas, la nécromasse au sol qui provient en grande partie des feuilles et des branches des ligneux a un rôle important à jouer dans la protection de la surface du sol, d'où l'intérêt de considérer en les séparant, les diverses catégories de nécromasse, ainsi que nous l'avons fait dans ce travail (cf. méthodes).

Phytomasses et évolution de la strate herbacée

Dans les premiers temps de la jachère, coexistent d'une part des adventices des cultures qui étaient déjà bien présentes dans les champs telles que *Digitaria adscendens, Sporobolus pyramidalis, Bidens pilosa* et *Corchorus fascicularis* et d'autre part des espèces d'installation plus récente comme *Andropogon gayanus, Andropogon tectorum* et *Beckeropsis uniseta* ; cet ensemble est en mélange avec tout un groupe d'espèces communes à tous les relevés.

La majorité des jeunes ligneux sont issus des rejets des souches, troncs et racines des arbres présents sur le site avant l'occupation humaine, comme par exemple *Daniellia oliveri, Afrormosia laxiflora* et *Bridelia ferruginea*. D'autres comme *Trema guineensis*, espèce caractéristique des jachères, sont issus de graines présentes dans le sol (ALEXANDRE, 1978).

Les *Poaceae* telles que *Andropogon gayanus, Andropogon tectorum* et *Beckeropsis uniseta*, se présentent, dans la jachère la plus récente (2 ans), en petites touffes à plateau de tallage réduit. Le feu de février 1987 a donc détruit facilement la phytomasse de 1986, en ne laissant qu'un faible nécromasse dressée. Le feu plus tardif dans cette jachère et les faibles réserves des plantes ont retardé le démarrage de la végétation, comparativement aux autres jachères. En revanche, au cours de la saison des pluies la très forte croissance, en hauteur et en volume, de ces touffes semble avoir pour conséquence la mise en réserve d'éléments dans les plateaux de tallage. Sur le sol gisent les vieilles tiges de manioc dont les tubercules ont été récoltés récemment, en mélange avec branches et troncs anciens toujours présents dans le milieu malgré les feux annuels. Ils constituent la majeure partie de la forte nécromasse au sol de cette jachère. La strate ligneuse supérieure est ici pratiquement inexistante et n'intervient donc que faiblement dans l'évolution de la biomasse qui ainsi est soumise aux aléas climatiques. A mesure que la jachère vieillit, la strate ligneuse supérieure prend davantage d'importance.

Dans la jachère B, de 5 ans, la compétition ligneux-herbacées étudiée, entre autres par WALTER (1971), WALKER & NOY-MEIR (1982), KNOOP & WALKER (1985), OUEDRAOGO (1985) se traduit par une biomasse maximale inférieure à la précédente, avec toutefois la présence de grosses touffes d'*Andropogon gayanus* et d'*Andropogon tectorum* à plateaux de tallage bien développés. En mars, ces espèces étaient à l'origine de la poussée de croissance, intervenue presque sans pluie. Un tel phénomène a déjà été observé par GRANIER & GABANIS (1976), MONNIER (1981) et FOURNIER (1982 a). Le feue a eu du mal à consumer entièrement les tiges nombreuses et serrées les unes contre les autres. Cette jachère se caractérise donc par une forte nécromasse dressée

Dans la jachère C, de 10 ans, bien que la biomasse soit inférieure à la précédente, elle est toujours considérable. Grâce à la diminution du poids des plateaux de tallage nous percevons les prémices de la fragmentation des touffes telle qu'elle a été décrite par FOURNIER (1982 a) pour d'autres espèces et confirmée par CÉSAR (comm. pers.) pour l'*Andropogon gayanus*. Le *Trema guineensis* a disparu dans la classe de hauteur observée ici, ce qui confirme son caractère pionnier précoce à vie courte déjà observé en zone forestière par ALEXANDRE (1978).

Dans la jachère E, de plus de 40 ans, caractérisée par une biomasse bien inférieure aux précédentes, le morcellement des touffes a eu lieu. *Andropogon gayanus* et *Andropogon tectorum* sont encore bien présents mais sous forme de petites touffes. Dans la jachère D, pourtant sensiblement de même âge, la biomasse et la nécromasse dressée sont très faibles. Les *Andropogon gayanus* y sont peu nombreux et remplacés par des *Poaceae* annuelles telles que *Hyparrhenia welwitschii* et *Euclasta condylotricha*. Nous assistons ici à l'élimination progressive de l'*Andropogon gayanus* déjà observée par CÉSAR (1987) dans la région de Boundiali. Dans ces deux dernières jachères, la nécromasse au sol est formée en grande partie par les feuilles et les branches des ligneux de la strate supérieure. Il est couramment admis que par le recouvrement qu'elle assure, cette strate supérieure agit fortement sur la strate herbacée en modulant les influences du climat et en créant son propre microclimat.

Phytomasses comparatives

L'analyse comparative des mesures de phytomasse de la strate herbacée est possible pour l'ensemble des résultats obtenus en savane de l'ouest africain si nous excluons de nos données de nécromasse au sol, la fraction de litière de ligneux (tableau 5). Il est utile de préciser les limites de telles comparaisons. En effet, d'une part l'énorme variabilité interannuelle des savanes n'est plus à démontrer et, d'autre part, les travaux que nous comparons à nos jachères concernent des savanes *a priori* «naturelles».

Trois zones de végétation naturelle ont été étudiées, deux en Côte-d'Ivoire, à Lamto (5°02'W, 6°13'N) par CÉSAR (1971) et à Ouango-Fitini (4°01'W, 9°35'N) par FOURNIER (1983) et une au Burkina-Faso, à Nazinga (1°36'W, 11°9'N) par FOURNIER (1987). Elles sont situées, du Sud vers le Nord, sur un gradient croissant de sécheresse caractérisé par une pluviométrie qui diminue (respectivement 1300 mm, 1050 mm et 1000 mm) et par une saison sèche dont la durée augmente (respectivement 4 à 5 mois, 6 mois et 7 mois). Rappelons que notre station de Booro-Borotou qui ces dernières années, n'a reçu que 1244 mm et qui subit seulement 4 mois secs, se différencie aussi des trois autres par son altitude la plus élevée (455 m).

Si nous comparons nos résultats de phytomasse épigée, obtenus dans les trois jachères A, B et C, les plus récentes, avec ceux obtenus dans les autres zones, pour une végétation de même structure (savane arbustive), nous constatons qu'à Booro-Borotou, en secteur sub-soudanais, les valeurs sont plus élevées qu'à Nazinga et à Ouango-Fitini (<5,8 t/ha), en secteur soudanais. A Lamto, située en secteur mésophile, guinéen, *a priori* plus humide, mais avec un mois sec de plus,

les résulats obtenus par CÉSAR sont plus faibles qu'à Booro-Borotou (< 8,3 t/ha) sauf pour l'une des parcelles (11,1 t/ha) ; cette valeur est équivalente à la valeur obtenue dans notre jachère B de 5 ans. Les jachères D et E, qui sont des savanes boisées, ne peuvent être comparées qu'à l'un des sites de CÉSAR à Lamto qui présente la même structure de végétation et dont la phytomasse épigée de la strate herbacée (6,9 t/ha) est supérieure à elle de nos deux jachères. Nos résultats de phytomasse hypogée sont dans le cas des trois jachères récentes inférieurs à ceux des autres sites étudiés, pour des savanes arbustives de même structure (> 9,4 t/ha à Lamto, Ouango-Fitini et Nazinga). Nos résultats pour les deux jachères les plus âgées sont équivalents à celui obtenu à Lamto (10,5 t/ha), pour la jachère à structure semblable. Ces fortes phytomasses épigées et ces faibles phytomasses hypogées du début de la reconstitution, s'expliquent par l'installation d'espèces caractéristiques des jachères, à forte production aérienne et faible enracinement. Le rapport phytomasse épigée maximale sur phytomasse hypogée moyenne couramment utilisé en particulier par FOURNIER (1990) est supérieur à 1 dans le cas de nos jachères récentes (de 2 à 10 ans), alors qu'il n'excède pas 0,8 dans les savanes arbustives de Lamto, de Ouango-Fitini et de Nazinga, tout comme dans nos vieilles jachères et dans la savane boisée de CÉSAR à Lamto.

Reconstitution différentielle ou retard de reconstitution

L'interprétation des résultats obtenus, en terme de série évolutive, est difficile car les deux jachères D et E pourtant sensiblement de même âge présentent deux états de reconstitution différents. Une des causes connues est certainement la différence de sol entre les deux jachères caractérisée surtout par des propriétés physiques particulières dans chacun des sols. En effet, les sols rouges sont bien structurés et très filtrants alors que les sols ocres plus compacts sont sujets au ruissellement. Il existe toutefois d'autres causes possibles ; dans la jachère D, par exemple, des *Daniellia oliveri* ont été conservés vivants lors de la précédente culture. A la date de notre étude, ce sont des ligneux de plus de 20 m de haut dont les troncs ont un diamètre de plus de 50 cm. Leur influence sur le milieu ne fait pas de doute. D'autres facteurs peuvent enfin influencer la reconstitution de la végétation, ce sont par exemple, l'hétérogénéité de départ de la fréquence des cycles culturaux, difficiles à cerner dans le cas de jachères anciennes.

Deux hypothèses peuvent donc être formulées. Dans la première, la présence de sols rouges et celle de *Daniellia oliveri*, (entre autres facteurs) auraient entraîné une reconstitution plus rapide du milieu qu'en présence de sols ocres ; dans ce cas les jachères D et E correspondraient à deux stades chronologiquement différents de la même série évolutive. La disparition presque totale de l'*Andropogon gayanus* dans la jachère D alors qu'il est encore bien présent dans la jachère E est un argument en faveur de cette hypothèse. Dans la seconde hypothèse, les deux types de reconstitution observés seraient l'aboutissement de deux séries évolutives différentes, phénomène déjà observé pour deux jachères de cinq ans en zone de forêt dense (MITJA & HLADIK, 1989).

CONCLUSION

En zone de savane, le cycle de la phytomasse aérienne de la strate herbacée est liée aux feux qui la détruisent en grande partie chaque année. La rapidité de démarrage de cette végétation dépend ensuite des réserves accumulées les années précédentes et de la pluviosité. La phytomasse aérienne augmente depuis le passage des feux, en saison sèche (de décembre à février), jusqu'en octobre, à des vitesses variables suivant les jachères ; elle est inversement proportionnelle à l'âge de la jachère et donc à la densité du recouvrement de la strate ligneuse haute ; en revanche la phytomasse hypogée augmente avec l'âge de la jachère.

L'*Andropogon gayanus*, qui est apparu dans les premiers temps de la jachère, se développe pour donner de grosses touffes qui vont croître. Vers dix ans environ, le vieillissement des touffes et leur fragmentation s'amorcent. Deux schémas différents d'évolution ultérieure sont observés pour les deux jachères les plus anciennes, quasiment de même âge. Les sols et la présence ou non de ligneux conservés dans les champs seraient, entre autres, les causes probables de ces différences.

Deux hypothèses sont émises pour expliquer ces deux états : ou bien la vitesse de reconstitution de la strate herbacée est plus lente sur les sols ocres ferrugineux que sur les sols rouges ferrallitiques gravillonnaires caractérisés par la présence des grands arbres, ou bien il existe pour cette strate herbacée deux séries évolutives distinctes. Un suivi de la jachère sur sol ocre permettrait de préciser l'évolution du milieu après culture sur brûlis dans cette zone de savane préforestière, à faible densité de population et non influencée par l'élevage.

Notre milieu d'étude est situé dans une zone encore faiblement utilisée par l'homme (culture manuelle et densité de population faible), la reconstitution de la végétation y est donc rapide et apparemment sans blocage. L'augmentation de la population de cette zone actuellement «privilégiée», située géographiquement entre la zone de forêt dégradée et la zone sahélienne épuisée est possible à plus ou moins long terme. De telles études permettant une meilleure compréhension de l'écosystème de savane humide, peuvent donc être utilisées dès maintenant dans un objectif de développement agricole pour prévenir de trop brusques modifications du milieu humain.

Remerciements

En premier lieu nous remercions chaleureusement tous les membres de l'équipe HYPERBAV qui ont soutenu notre travail sur le terrain. Nous remercions également Annette HLADIK et Christian VALENTIN pour les conseils prodigués au cours de l'élaboration de cet article. Nous remercions enfin les lecteurs anonymes de la revue pour leurs critiques constructives qui ont permis d'améliorer le texte définitif.

Le financement de ce travail a été assuré par l'O.R.S.T.O.M.

BIBLIOGRAPHIE

ALEXANDRE, D.Y., 1978. — Observation sur l'écologie du *Trema guineensis* en basse Côte-d'Ivoire. *Cahiers O.R.S.T.O.M., Sér Biol*, 13, 261-266.

BILLE, J.C., 1977. — Étude de la production primaire nette d'un écosystème sahélien. *Travaux et documents de l'O.R.S.T.O.M.*, Paris, 82 p., 1 carte

CAMARA, M., 1989. — *Les systèmes de culture et leur influence sur quelques propriétés physiques et hydrodynamiques du sol : cas de Booro-Borotou (région de Touba, Nord-Ouest de la Côte-d'Ivoire).* Thèse de 3e cycle, Université d'Abidjan.

CAMARA, M. & MITJA, D. en prép. — Les hommes et la gestion des sols *In Synthèse HYPERBAV*, coll. Études et Thèses O.R.S.T.O.M.

CESAR, J., 1971. — *Étude quantitative de la strate herbacée de la savane de Lamto (moyenne Côte-d'Ivoire)*. Thèse de 3e cycle, Paris VI, Paris, 128 p.

CESAR, J., 1981. — Cycle de la biomasse et des repousses après coupe en savane de Côte-d'Ivoire. *Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Trop.*, 34 (1), 73-81.

CESAR, J., 1987. — *Les pâturages naturels en milieu tropical humide. Cas de la Côte-d'Ivoire*. Rapport I.E.M.V.T., 46 p

CHEVALLIER, P., 1988. — *Complexité hydrologique du petit bassin versant. Exemple en savane humide (bouro-borotou (Côte-d'Ivoire)*. Thèse de doctorat, U.S.T.L., Montpellier, 337 p

CORNET, A., 1981. — Mesure de la biomasse et détermination de la production nette aérienne de la strate herbacée dans trois groupements végétaux de la zone sahélienne au Sénégal. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, 2, (16), 251-266.

DEVINEAU, J.L., LECORDIER, C. & VUATTOUX, R., 1984. — Évolution de la diversité spécifique du peuplement ligneux dans une succession préforestière de colonisation d'une savane protégée des feux (Lamto, Côte-d'Ivoire) *Candollea*, 39, 103-132.

FOURNIER, A., 1982a. — *Cycle saisonnier de la biomasse et démographique des feuilles de quelques Graminées dans les savanes Guinéennes de Ouango-Fitini (Côte-d'Ivoire)*. Thèse de 3e cycle, U.S.T.L., Montpellier, 168 p.

FOURNIER, A., 1982b. — Cycle saisonnier de la biomasse herbacée dans les savanes de Ouango-Fitini. *Ann. Univ. Abidjan*, Série E, Ecologie, tome XV, 64-94.

FOURNIER, A., 1983. — Contribution à l'étude de la végétation herbacée des savanes de Ouango-Fitini (Côte-d'Ivoire). Les grands traits de la phénologie et de la structure. *Candollea*, 38, 237-265.

FOURNIER, A., 1987. — Cycle saisonnier de la phytomasse et de la production herbacée dans les savanes soudaniennes de Nazinga (Burkina Faso). Comparaison avec d'autres savanes Ouest-Africaines *Bulletin d'Écologie*, 18, 4, 409-430.

FOURNIER, A., 1990. — *Phénologie, croissance et production végétales dans quelques savanes d'Afrique de l'ouest. Variations selon un gradient de sécheresse*. Thèse d'état, Université de Paris VI

FRITSCH, E. & PLANCHON, O., 1987. — *Bassin versant de Booro-Borotou, esquisse de la carte des sols à 1/2 500 O.R.S.T.O.M. Adiopodoumé*

GRANIER, P. & CABANIS, Y., 1976. — Les feux courants et l'élevage en savane soudanienne. Rev. Elev. Méd. vét. Pay. Trop. 29, 3, 267-275

GUILLAUMET, J.L. & ADJANOHOUN, E., 1971. — La végétation *In* Le milieu naturel de la Côte-d'Ivoire. *Mémoire O.R.S.-T.O.M.*, 50, 157-263.

KNOOP, W.T. & WALKER, B.H., 1985. — Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern african savanna *Journal of Ecology*, 73, 235-253

MITJA, D., 1987. — *Bassin versant de Booro-Borotou. Esquisse de la carte de la végétation à 1/25 000* O.R.S.T.O.M., Adiopodoumé, multigr., p., 1 carte

MITJA, D., en prép. — *Reconstitution de la végétation d'un petit bassin versant de savane préforestière après culture sur brûlis. Relations eau-sol-plantes (Booro-Borotou, Côte-d'Ivoire)*. Thèse de doctorat, Université de Paris VI.

MITJA, D., & HLADIK, A., 1989. — Aspects de la reconstitution de la végétation dans deux jachères en zone forestière africaine humide (Makokou, Gabon). *Acta Oecologica, Oecologia generalis*, 10, 75-94

MONNIER, Y., 1981. — *La poussière et la cendre*. Agence de coopération culturelle et technique, 252 p.

OUEDRAOGO, P.M., 1985. — *Étude de la relation herbe-arbre dans une savane naturelle soudanienne : phytosociologie et phytomasse maximale dans divers faciès de savane plus ou moins dense de la réserve de Nazinga (Burkina Faso)*. Mémoire de diplôme d'ingénieur des techniques du développement rural, Université de Ouagadougou, 91 p

VALENTIN, C., 1987. — Soil surface crusting. Some agronomic implications. *In : Land development management of acid soils*, I.S.B.R.A.M. proc. 4, 53-66.

WALKER, B.H. & NOY-MEIR, I., 1982 — Aspects of stability and resilience of savanna ecosystems. *In Ecology of Tropical Savannas*, B J Huntley & B.H. Walker, Springer, Berlin, 577-590

WALTER, H., 1971. — *Ecology of tropical and subtropical vegetation*. Ed. anglaise traduite par D. Mueller-Dombois & J.H. Burnett, Oliver & Boyd, Edinburgh, 439 p.

ON THE ECOLOGY OF THE SOIL MACROARTHROPOD COMMUNITY OF A MEDITERRANEAN PINE FOREST (SOPHIKO, PELOPONNESE, GREECE)*

by Markella KARAMAOUNA

Section of Ecology and Taxonomy, Department of Biology, Faculty of Sciences, University of Athens, 157 71 ATHENS GREECE

MOTS-CLÉS : Macroarthropodes édaphiques - Écosystème méditerranéen - Forêt de Pin - *Pinus halepensis* - Composition du peuplement - Organisation temporelle - Distribution horizontale.

RÉSUMÉ
(Travail original)

Sur l'écologie du peuplement de macroarthropodes édaphiques d'une forêt de Pins méditerranéenne (Sophiko, Péloponnèse, Grèce)

*Ce travail concerne quelques aspects de l'écologie du peuplement des macroarthropodes édaphiques dans une forêt de Pins (**Pinus halepensis**) méditerranéenne. La composition, l'organisation temporelle et la distribution horizontale du peuplement sont décrits, après un cycle annuel d'échantillonnages mensuels. Il existe une forte opposition entre l'état du peuplement pendant la saison des pluies et celui pendant la saison sèche. Les larves d'holométaboles représentent en moyenne 49 % des effectifs. La densité moyenne annuelle est de l'ordre de 457 ind/m². Les résultats sont comparés aux données de la littérature.*

KEY-WORDS : Soil macroarthropods - Mediterranean ecosystem - Pine forest - *Pinus halepensis* - Community composition - Temporal organization - Horizontal distribution.

SUMMARY
(Original scientific paper)

*In this paper, some aspects of the ecology of the soil macroarthropod community in a mediterranean pine (**Pinus halepensis**) forest of Greece are studied. The composition, as well as the temporal organization and the horizontal distribution of the community are described after an annual cycle of monthly investigations. The sharp opposition between the rainy season and the dry season state of the community is pointed out. Holometabolan larvae were 49 % of the animals collected. The mean annual density of the community was 457 ind/m². The results are compared with literature data.*

INTRODUCTION

The soil fauna of mediterranean ecosystems is one of the less studied soil faunas, especially from ecological viewpoint. Only in recent years, interest has been focused on this subject (BIGOT & BODOT, 1972a, b ; DI CASTRI, 1973 ; DI CASTRI & VITALI - DI CASTRI, 1981).

The ecology of soil animals in mediterranean ecosystems of Greece is poorly known. Research in these ecosystems has started very recently (SGARDELIS *et al.*, 1981 ; KARAMAOUNA, 1987 ; PARASCHI 1988 ; SGARDELIS & MARGARIS, 1988 ; KARAMAOUNA *et al.*, in press). No data exist on the macroarthropod fauna of the mediterranean pine forests of Greece. These forests present a double peculiarity, related with their mediterranean features (DI CASTRI, 1981) and the particular chemical composition of pine needles (MILLAR, 1974).

In the present work, an attempt was made to describe the soil macroarthropod community of a greek mediterranean forest with *Pinus halepensis* : The composition, the temporal organization and the horizontal distribution of the community were investigated monthly during a whole year.

I — THE SITE

The study area, is located in the north-eastern part of Peloponnese, 20 km of Korinthos. It lies on a hill of calcareous stubstrate ; the soil is of «terra-rossa» type.

The climate is characterized by an intense seasonality, with a rainy season restricted to October or Novembre until April, and a prolonged, dry hot summer (Fig. 1). The seasonality of rainfall is one of the most crucial features of mediterranean ecosystems (DI CASTRI, 1981 ; NAHAL, 1981).

The forest floor is completely covered by litter (horizon Ao), which presents an horizontal heterogeneity related to the shrub species under which it is found : The L and F layers are composed by the leafs of the respective shrub, as well as

* Reçu le 8 juin 1989, accepté le 12 septembre 1989.

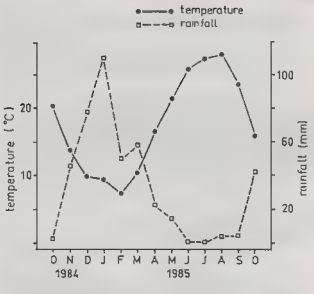


FIG. 1. — Variations of the mean monthly temperature and rainfall, during the study period registered in the weather-station of Sikyon (National Meteorology), about 35 km NW of the forest of Sophiko.

Variations des précipitations et de la température mensuelle moyenne pendant la période d'étude, engeristrées à la station de la Météorologie Nationale de Sikyon, 35 km NW de la forêt de Sophiko

pine needles ; where no shrubs exist the L and F layers are composed by pine needles only. As it is apparent, four types of litter (Ao) can be defined : under *Quercus coccifera*, under *Phillyrea media*, under *Arbutus unedo* and *Pinus halepensis* litter.

In order to mesure the covering of each type of litter a map plotting was carried out on a 2500 m² area (50 × 50 m). According to the results, the forest floor covering consists of : 50 % *P. halepensis* litter, 29 % *Q. coccifera* litter, 11 % *Ph. media* litter and 10 % *A. unedo* litter, distributed horizontally in patches

Fig. 2 represents the profiles of each type of litter, based on twenty-four counts (six on each type of litter). According to the descriptions made by DUCHAUFOUR (1980), the type of profile in both four cases in moder.

In table I, some important, for soil fauna, physical and chemical parameters of the litter (Ao) are indicated, based on forty-eight counts (twelve on each type of litter), carried out in December '85.

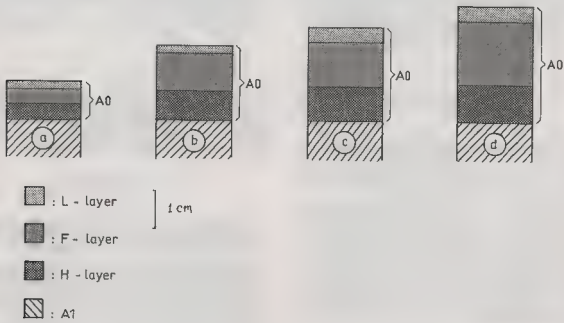


FIG. 2. — Morphology of the profils in the four different types of litter (Ao) of Sophiko.
a : *Pinus halepensis* ; b : *Phillyrea media* ; c : *Quercus coccifera* ; d : *Arbutus unedo.*

Morphologie des profils des quatre différents types de litière (A_0) à Sophiko.

TABLE I

Main physical and chemical parameters of the different types of litter (Ao) of Sophiko (December'85)
Paramètres physiques et chimiques principaux dans les différents types de litières à Sophiko (décembre 85)

Type of litter (A_O)	D.W. ± S.E. (gr/m²)	Th. ± SE. (cm)	Water content ± SE. (% Wet weight)	pH
Pn	2109 ± 144	1.0 ± 0.2	41 ± 3	6.4
Q	2782 ± 156	2.5 ± 0.3	46 ± 2	6.5
Ph	3244 ± 302	2.0 ± 0.3	45 ± 2	6.8
A	3389 ± 266	3.1 ± 0.4	52 ± 1	5.8

Abbréviations : Pn : *P. halepensis* litter ; *Q Q coccifera* litter , *Ph Phillyrea media* litter , *A* , *A. unedo* litter , D.W : mean dry weight ; Th mean thickness

Abbréviations Ph. litière de *P. halepensis* , *Q* litière de *Q. coccifera* , *Ph* litière de *Ph media* , *A* : litière de *A. unedo* ,D.W. poids sec moyen ; Th : épaisseur moyenne.

II — METHODS

A — *SAMPLING AND EXTRACTION TECHNIQUES*

Sampling was carriedd out from October'84 to October'85 in monthly intervals. Each time, twenty unitary samples —five of each type of litter — were selected randomly, with the use of a metallic quadrat of 25 × 25 cm. Every sample consisted of horizons A_O and A_{11} (1 to 2 cm of soil) which were treated together.

For the extraction of animals, a Berlese-Tullgren apparatus was used ; the extraction technique was based on the model given by GEOFFROY (1979).

This technique is far from being adequate, especially for some groups, e.g. Diptera larvae (EDWARDS & FLETCHER, 1971 ; MOLLON, 1982). In no case, estimations of density should be considered as absolute ones. This fact is even more accentuated when the different litter layers are not treated separately — separation did not occur in the present research for practical reasons (number of available funnels). Nevertheless, this technique permets the simultaneous treatment of a great number of samples, as well as the comparison of the results in time and space, due to its reproducibility. For this cause, it is used by the majority of the scientists (e.g. GEOFFROY *et al.*, 1981 ; DI CASTRI & VITALI-DI CASTRI, 1981 ; BLANDIN *et al.*, 1985).

In total, 232 unitary samples were taken and 6958 animals were collected, comprising all the soil macroarthropods ≥ 3 mm except the social insect (ants and termites).

B — *ESTIMATION OF GLOBAL DENSITIES (per m² of forest floor)*

In order to estimate the mean global densities (monthly and annual), the mean densities per m² of each type of litter were calculated ; the mean global densities were calculated by compensating the densities per m² of each type of litter with the relative covering of each one.

III — RESULTS

A — *COMMUNITY COMPOSITION*

In Tab. II, mean annual global densities and relative importances of the macroarthropod groups are indicated. As it is clearly shown, the composition of the soil macroarthropod community is characterized by the numerical dominance of holometabolan larvae (49 % of the total number of animals). This dominance is also obvious in each type of litter (Tab. III).

According to my observations, the majority — at least 80 % — of these larvae belong to Diptera.

TABLE II

*Mean global density * (ind./m²) and relative importance (% of the total) of the macroarthropod groups of Sophiko during the sampling period (Oct.'84-Oct '85)*

Densité globale moyenne (ind./m²) et importance relative (% du total) des groupes de macroarthropodes à Sophiko pendant la période d'étude (oct 84 à oct. 85)*

Groups	Ind./m²	%
Araneae	38.95	8.5
Pseudoscorpions	68.77	15.1
Opiliones	1.36	0.3
Diplopoda	39.01	8.5
Chilopoda	18.33	4.0
Isopoda	5.69	1.2
Thysaura	4.42	1.0
Embioptera	1.50	0.3
Dictyoptera	16.21	3.6
Hemiptera	12.66	2.8
Coleoptera	25.58	5.6
Holometabolan larvae	224.03	49.1
Total macroarthropods	456.51	100.0

* *For explanations, see text.*

* *Voir texte, pour explications*

B — *TEMPORAL ORGANIZATION OF THE COMMUNITY*

● **Monthly variations of global density (per m² of forest floor)**

These variations are illustrated graphically in fig. 3. More clearly :

The annual cycle of density of total macroarthropods shows an intense seasonality, since the peaks of density and the main appearance are confined to the rainy season. The same phenology is presented by holometabolan larvae (which also determine the phenology of total macroarthropods, since they are the most abundant group), Pseudoscorpiones, Diplopoda and Chilopoda.

Araneae and Dictyoptera have a different phenology, with peaks of density in spring and autumn and continuous appearance during all the year. Thysanura and Hemiptera have their peaks of density during summer and autumn, while peaks of Coleoptera are observed in spring and summer.

The different phenologies presented above can be grouped into two main patterns : **The first** is related with appearance during the rainy season of the year and concerns the most hygrophilous macroarthropod groups (Holometabolan larvae, Pseudoscorpiones, Diplopoda, Chilopoda, Isopoda). **The second** is related with appearance independent of the rainy season and concerns the less hydrophilous groups (Araneae, Thysanura, Dictyoptera, Hemiptera and Coleoptera). These two phenology patterns are confirmed statistically with the aid of Spearman correlation (SIEGEL, 1956) :

TABLE III

Mean density (ind/m²) and relative importance (% of the macroarthropod groups in the different types of litter during the sampling period (Oct.'84-Oct.'85)

Densité moyenne (ind./m²) et importance relative des groupes de macroarthropodes dans les différents types de litière pendant la période d'étude (oct. 84 à oct. 85)

(Voir tab. I, pour abréviations)

Groups	Pn		Q		Ph		A	
	ind/m²	%	ind/m²	%	ind/m²	%	ind/m²	%
Araneae	12.36	3.8	62.98	10.5	66.76	13.1	71.56	10.9
Pseudoscorpiones	40.40	12.5	85.53	14.3	110.84	21.7	115.59	17.7
Opiliones	0.65	0.2	2.47	0.4	0.87	0.2	2.23	0.3
Diplopoda	26.76	8.3	50.18	8.4	36.44	7.1	70.69	10.8
Chilopoda	17.45	5.4	20.15	3.4	15.71	3.1	20.36	3.1
Isopoda	0.87	0.3	10.40	1.7	11.64	2.3	9.60	1.5
Thysanura	1.82	0.6	6.18	1.0	8.65	1.7	7.66	1.2
Embioptera	0.58	0.2	3.49	0.6	1.24	0.2	0.58	0.1
Dictyoptera	9.67	3.0	27.35	4.6	19.27	3.8	13.28	2.0
Hemiptera	8.36	2.6	20.22	3.4	13.75	2.7	11.05	1.7
Coleoptera	21.16	6.5	30.40	5.1	16.58	3.2	43.54	6.7
Holometabolan larvae	183.05	56.6	278.18	46.6	209.67	40.9	287.61	44.0
Total macroarthropods	323.17	100.0	597.53	100.0	511.42	100.0	653.75	100.0

Note : For abbreviations see Table I.

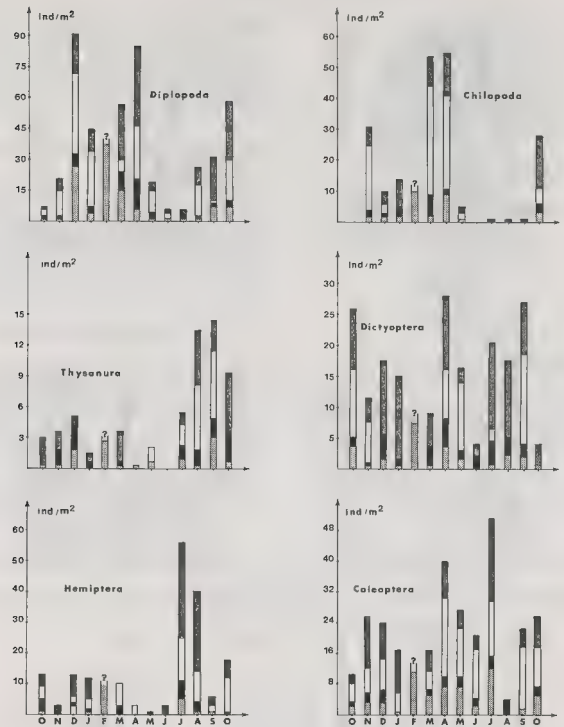


FIG 3 — Variations of the mean monthly global density* (ind m^{-2}) of total macroarthropods, as well as the principal macroarthropod groups in the litter of the pine forest of Sophiko
? indicates that no sampling occured.
* for explanations, see text.

Variations de la densité globale* mensuelle de l'ensemble du peuplement de macroarthropodes et des groupes principaux dans la litière de Sophiko.

? absence d'échantillonnage
* *Voir texte, pour explications.*

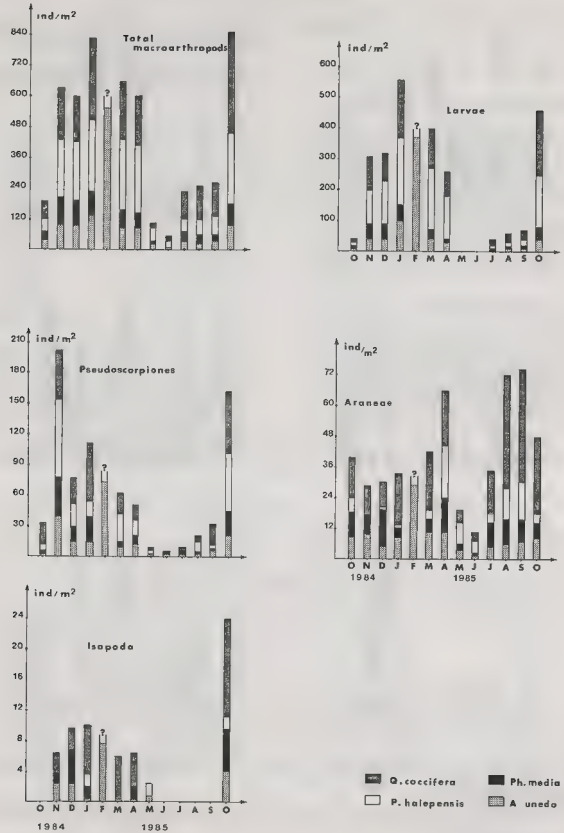


FIG. 3. — Continued
Suite

The monthly variations of density of the representatives of the first pattern are significantly correlated with the respective variations of rainfall ($p < 0.01$), while the densities of the representatives of the second pattern are not ($p > 0.05$).

The sharp opposition between the rainy season and the dry season state of the community (Fig. 4) also reflects the existence of these two different phenology patterns. The difference in density is mainly due to the great abundance of holometabolan larvae during the rainy season.

● **Monthly variations of density per m² in each type of litter**

These variations become apparent from fig. 3 (see Methods § B).

In order to investigate the existence of seasonal horizontal migrations from one type of litter to another, phenology patterns in the different types of litter were correlated, using the Kendall correlation W (SIEGEL, 1956). According to the results, all the groups, except Araneae ($p > 0.05$), present a significantly similar phenology pattern in the four different types of litter ($0 < 01$). This similarity implies that no horizontal migration occurs during the annual cycle.

C — *HORIZONTAL DISTRIBUTION*

As far as horizontal distribution is concerned, the mean annual variations of density in the four different types of litter were investigated with the use of statistical processing : Kruskal-Wallis analysis of variance and non-parametric multiple comparison testing (SIEGEL, 1956 ; ZAR, 1984).

The results of this processing are indicated in Tab. IV. It is clearly shown that, for most of the groups, density in *P. halepensis* is significantly lower than in the other types of litter. As it has already been mentioned, for almost all the groups, no migration from one type of litter to another seems to occur during the year. It can therefore be assumed that the horizontal distribution indicated in Tab. IV does not present seasonal variations.

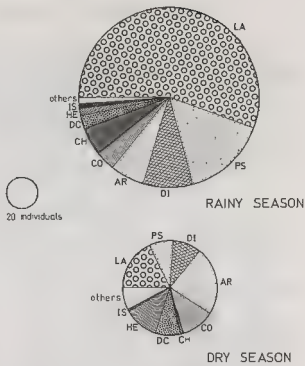


FIG. 4. — Temporal variations of the composition of the macroarthropod community in the litter of Sophiko.

LA : Holometabolan larvae ; PS : Pseudoscorpions ; DL : Diplopoda ; AR : Araneae ; CO . Coleoptera ; CH : Chilopoda ; DC Dictyoptera ; HE : Hemiptera ; IS : Isopoda ; Other macroarthropods.

Variations temporelles de la composition du peuplement de macroarthropodes dans la litière de Sophiko

LA : larves d'holométaboles ; PS : Pseudoscorpions ; DL : Diplopoda ; AR : Araneae ; CO : Coleoptera , CH · Chilopoda ; DC : Dictyoptera ; HE : Hemiptera ; IS : Isopoda ; autres macroarthropodes.

TABLE IV

Mean variations of density (Oct.'84 - Oct.'85) in the four different types of litter of Sophiko : Results from the Kruskal-Wallis ANOVA and the nonparametric multiple comparison testing*

*Variations moyennes de la densité dans les quatre différents types de litière à Sophiko (oct 84 à oct. 85) : Résultats de l'ANOVA Kruskal-Wallis et du test de comparaison multiple non-paramétrique**

Groups	H (Kruskal-Wallis)	Non parametric multiple comparison test (a = 0.05)
Holometabolan larvae	7.46 $p > 0.05$	NS
Pseudoscorpiones	18.68 $p < 0.001$	Q = Ph − A > Pn
Araneae	55.56 $p < 0.001$	Q = Ph = A > Pn
Diplopoda	8.28 $p < 0.05$	Q = Ph = A > Pn
Chilopoda	1.29 $p > 0.05$	NS
Isopoda	14.28 $p < 0.01$	Q = Ph = A > Pn
Thysanura	8.36 $p < 0.05$	Q = Ph = A > Pn
Dictyoptera	9.85 $p < 0.02$	Q = Ph = A > Pn
Hemiptera	2.45 $p > 0.05$	NS
Coleoptera	13.70 $p < 0.01$	Q = Ph = A > Pn

*** HO : The densities in the different types of litter are not significantly different (NS : not significant difference) (For abbreviations see Table I.**

***** Les densités dans les différents types de litière ne présentent pas une différence significative (NS : différence pas significative) (Voir Tab. I, pour abréviations).

TABLE V

Mean densities (ind/m²) of different macroarthropod groups in the litter of various forests

— : no indication of densitiy ; (1) Araneae and Opiliones together ; (2) Diptera and Coleoptera larvae ; (3) all Arachnida ; (4) Diptera larvae ; (5) ind/dm³

Densités moyennes (ind/m²) des différents groupes de macroarthropodes dans la litière de diverses forêts

— : pas d'indication chiffrée ; (1) ensemble des Araneae et Opiliones ; (2) Diptera et Coleoptera larvae , (3) ensemble des Arachnidae , (4) Diptera larvae ; (5) ind/m²

Type of forest	Country	Pseudoscorpiones	Araneae	Opiliones	Diplopoda	Chilopoda	Isopoda	Coleoptera (adults)	Holometabolan larvae	Author
Beech forest	Denmark	11.7	62.5 (1)		54.3	69.3	60.1	112.8	693.1 (2)	BORNEBUSH, 1930
Beech forest	Holland	-	232.0	-	80.0	147.0	25.0	-	-	VAN DER DRIFT, 1951
Beech-Oak forest	U.S.S.R.	1.2	3.2	1.0	19.6	27.4	14.2	-	-	GHILAROV, 1979
Beech and fir	U.S.S.R.	0.5	5.3	0.5	28.0	41.0	23.5	-	-	GHILAROV, 1979
Oak forest	England	6.8	34.0	20.8	23.4	15.5	17.0	29.5	584.6 (2)	MADGE, 1965
Oak forest	Denmark	2.0	58.0 (1)		110.0	40.0	283.0	150.0	317.0 (2)	BORNEBUSH, 1930
Oak forest	Belgium	-	360.0	-	60.0	200.0	790.0	-	-	LEBRUN, 1971
Mixed oak forest	France	27.0	84.0	1.8	29.0	73.6	18.6	46.7	507.6	GEOFFROY et al., 1981
Mixed oak forest	France	96.4	132.5	8.4	135.5	181.5	64.5	59.8	1439 (2)	FLOGAITIS, 1984
Mixed oak forest	Austria	117.2	303.8	32.3	1127.6	228.7	1846.3	804.4	3355.8	MEYER et al., 1984
Deciduous trees and conifers	Japan	-	7.2 (3)	-	5.1	5.2	0.5	3.3	13.4 (2)	KITAZAWA, 1972
Pine forest	Japan	-	3.3 (3)	-	0.8	2.4	0.4	0.8	6.1 (2)	KITAZAWA, 1971
Deciduous trees and fir	U.S.S.R.	-	9.5	-	19.5	62.0	-	-	8.5 (5)	GHILAROV & PEREL,1971
Deciduous trees and pines	U.S.S.R.	-	11.0	2.0	31.0	74.0	-	-	-	GHILAROV & PEREL,1971
Sclerophyllous forest (5)	Chile	13.9	6.5	-	5.4	1.3	12.5	8.6	13.5 (2)	DI CASTRI & VITALI-DI CASTRI, 1981
Mediterranean pine forest	Greece	68.8	39.0	1.4	39.0	18.3	5.7	25.6	224.0	present work

IV — DISCUSSION AND CONCLUSIONS

In Tab. V, the results are compared with literature data. These comparisons are difficult, due to the different methods of extraction as well as to the often inadequate sampling regime adopted or to the fact that density is expressed either in surface or in volume units. However, some facts can be drawn, at least as far as broad outlines are concerned.

The densities obtained from the present research are within the range of densities published by several authors, but they are low if compared with those obtained from a temperate oak forest in Austria (MEYER *et al.*, 1984), particularly for Diplopoda, Isopoda, Coleoptera and holometabolan larvae ; they are also low if compared with the densities obtained from the mixed oak forest of Foljuf (FLOGAITIS, 1984), especially for holometabolan larvae. These differences can be due to ecological factors, mainly the climate and the quantity as well as the quality of organic matter, or to inadequate extraction techniques. It is certain that the densities of holometabolan larvae have been underestimated, since flotation method is much more convenient than Berlese-Tullgren funnels for the estimation of the abundance of Diptera larvae (MOLLON, 1982). (It has been already mentioned, that Diptera larvae represent more than 80 % of the holometabolan larvae). In any case, Diptera larvae are the most essential component of the community, fact also occurring in some other forests (BORNEBUSH, 1930 ; MADGE, 1965 ; GEOFFROY *et al.*, 1981 ; FLOGAITIS, 1984). The low densities of saprophagous groups as Diplopoda and Isopoda, could be due to the particular chemical composition of pine needles, e.g. low pH, resin and polyphenol contents (Millar, 1974), as well as to the intense and prolonged drought (from May to September or October).

The phenologies of the less hygrophilous groups (Araneae, Coleoptera, Dictyoptera, Hemiptera, Thysanoura) as well as the phenology of holometabolan larvae, are similar to the phenologies of those groups observed in temperate forests (GEOFFROY *et al.*, 1981 ; MOLLON, 1982 ; FLOGAITIS, 1984). Pseudoscorpiones, Diplopoda, Chilopoda and Isopoda, on the contrary, are restricted mainly to the rainy season, while in temperate forests they are present all year round (GEOFFROY, 1979 ; MOLFETAS, 1981 ; FLOGAITIS, 1984 ; GEOFFROY, 1985). The seasonality of appearance of these hygrophilous groups is also pointed out by DI CASTRI (1973), DI CASTRI & VITALI-DI CASTRI (1981) and SGARDELIS & MARGARIS (1988) as a particular feature of the temporal organization of soil macroarthropod communities in mediterranean ecosystems.

The horizontal distribution described above — for most of the groups, densities in *P. halepensis* litter are lower than in the other litter types — could be due either to physical parameters of litter (A_0) (e.g. thickness and water content) or to chemical ones (e.g. pH, resin and polyphenol contents). It is out of the framework of this research of give an answer to this complicated problem.

The present study attempts to describe some important traits of the soil macroarthropod community of the mediterranean pine forest of Sophiko, serving as a base for a more subtle approach, especially at the level of populations ; this approach has already began with Diplopoda (KARAMAOUNA, 1987).

REFÉRENCES

BIGOT (L.) & BODOT (P.), 1972 (a). — Contribution à l'étude biocoenotique de la garrigue à *Quercus coccifera* II. Composition biotique du peuplement des invertébrés. *Vie Milieu*, 23, 2 229-249.

BIGOT (L.) & BODOT (P.), 1972 (b). — Contribution à l'étude biocoenotique de la garrigue à *Quercus coccifera* III. Dynamique de la zoocenose d'invertébrés *Vie Milieu*, 23, 2 : 251-267.

BLANDIN (P.), FLOGAITIS (E.), ARBEILLE (J.) & GEOFFROY (J. J.), 1985. — Les variations interannuelles des macroarthropodes édaphiques dans une forêt tempérée. *Bull. Ecol.*, 16, 4 : 273-283

BORNEBUSH (C.H.), 1930. — The fauna of the forest soil. *Forstl. Forsoksv. Danm.*, 11 : 1-256

DI CASTRI (F.), 1973. — Soil animals in latitudinal and topographical gradients of mediterranean ecosystems. In : *Mediterranean type ecosystems*. DI CASTRI (F.), MOONEY (H.) eds., Springer Verlag : 171-190.

DI CASTRI (F.), 1981. — Mediterranean type shrublands of the world. In : *Mediterranean type shrublands*. DI CASTRI (F.), GOODALL (D.W.) & SPECHT (R. L.) eds., Elsevier : 1-52.

DI CASTRI (F.) & VITALI-DI CASTRI (V.), 1981. — Soil fauna of mediterranean climate regions. In : *Mediterranean type shrublands* DI CASTRI (F.), GOODALL (D.W.) & SPECHT (R.L.) eds., Elsevier : 445-478.

DUCHAUFOUR (Ph.), 1980 — Écologie de l'humidification et pédogénèse des sols forestiers. In : *Actualités d'écologie forestière*. PESSON (P.) ed., Gauthier-Villars, Paris : 177-201.

EDWARDS (C.A.) & FLETCHER (K.E.), 1971. — A comparison of extraction methods for terrestrial arthropods. In : *Methods of study in quantitative Soil Ecology. Population production and energy flow*. PHILLIPSON (J.) ed., Blackwell, Oxford : 150-185

FLOGAITIS (E.), 1984. — Le peuplement de macroarthropodes édaphiques d'une forêt tempérée mixte : Composition, phénologie et organisation spatiale. *Pedobiologia*, 26 : 1-14

GEOFFROY (J.J.), 1979. — *Les peuplements de chilopodes et de diplopodes d'une Chênaie-Charmaie (Station Biologique de Foljuf, Seine-et-Marne)*. Thèse de Doctorat de 3e Cycle d'Écologie. Univ. Paris VI : 179 pp.

GEOFFROY (J.J.), 1985. — Les diplopodes d'un écosystème forestier tempéré ; répartition spatio-temporelle des populations. *Bijdragen tot de Dierkunde*. 55, 1 : 78-87.

GEOFFROY (J.J.), CHRISTOPHE (T.), MOLFETAS (S.) & BLANDIN (P.), 1981. — Étude d'un écosystème forestier mixte III. Traits généraux du peuplement de macroarthropodes édaphiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 18 (1) : 39-58.

GHILAROV (M.S.), 1979. — Soil fauna of Brown soil in the Caucasus beech and fir mixed forests and some other communities. *Pedobiologia*, 19 : 408-424.

GHILAROV (M.S.) & PEREL (T.S.), 1971. — Soil fauna in mixed coniferous-deciduous broadleaves forest of Southern Primorie (Soviet Far East). *Pedobiologia*, 11 : 240-261

KARAMAOUNA (M.), 1987. — *The ecology of millipedes in mediterranean coniferous exosystems of southern Greece*. Ph. D. Thesis. University of Athens. Greece : 252 pp. (in greek).

KARAMAOUNA (M.), LEGAKIS (A.), PARASCHI (L.) & BLANDIN (P.), in press. — Étude d'un écosystème de maquis (Ile de Naxos, Cyclades, Grèce) : Traits généraux du peuplement de macroarthropodes édaphiques. *Bull. Ecol.*, 20.

KITAZAWA (Y.), 1971. — Biological regionality of the soil fauna and its function in forest ecosystem types. In : *Productivity of forest ecosystems. Ecology and conservation* 4. DUVIGNEAUD (P.) ed., Proc. Brussel Symp., 1969. Paris, Unesco : 485-498.

LEBRUN (P.), 1971. — Écologie et biocénotique de quelques peuplements d'Arthropodes édaphiques. *Mem. Inst. Roy. Sc nat. Belgique*, 165 : 1-203.

MADGE (D.S.), 1965. — Study of the arthropod fauna of four contrasting environments. *Pedobiologia*, 5 : 289-303.

MEYER (E.), SCHWARZENBERGER (I.), STARK (G.) & WECHSELBERGER (G.), 1984. — Bestand und jahreszeitliche Dynamik der Bodenmakrofauna in einem inneralpinen Eichenmischwald (Tirol, Osterreich). *Pedobiologia* 27 : 115-132.

MILLAR (C.S.), 1974. — Decomposition of coniferous leaf litter. In : *Biology of plant litter decomposition*. DICKINSON (C.H.) & PUGH (G.J.F.) eds. 1, Academic Press, London : 105-128.

MOLLON (A.), 1982. — *Les larves de diptères d'une Chênaie-Charmaie. Structure spatiotemporelle du peuplement*. Thèse de Doctorat de 3e cycle d'Écologie. Univ. Paris VI, 92 pp.

MOLFETAS (S.), 1981. — *Les isopodes d'une forêt du Bassin parisien : dynamique des populations et fonctions dans l'écosystème* Thèse 3e Cycle d'Écologie, Univ. Paris VI, 118 pp.

NAHAL (I.), 1981. — The mediterranean climate from a biological viewpoint. In : *Mediterranean-type shrublands*. DI CASTRI (F.), GOODALL (D.W.) & SPECHT (R.L.) eds. Elsevier : 63-86.

PARASCHI (L.), 1988. — *Study of spiders in mediterranean maquis ecosystems of southern Greece (mainland-insular)*. Ph. D. Thesis. Univ. of Athens. Athens, Greece : 233 pp. (in greek)

SGARDELIS (S.) & MARGARIS (N.S.), 1988. — Seasonal activity of soil fauna in a phryganic (East Mediterranean) ecosystem. In : *Adaptations to terrestrial environments*. FARAGGITAKI (M.) & REITER R.,eds. Plenum press, New York, London : 31-43

SGARDELIS (S.), STAMOU (G.) & MARGARIS (N.S.), 1981. —Structure and spatial distribution of soil arthropods in a phryganic (East Mediterranean) ecosystem. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 18 : 221-230

SIEGEL (S.), 1956. — *Nonparametric Statistics*. McGraw-Hill : 312 pp.

VAN DER DRIFT (J.), 1951. — Analysis of the animal community in a beech forest floor. *Tijdschr. Ent.* 94 : 1-168

ZAR (J.H.), 1984. — *Biostatistical analysis* (2nd edition). Prentice Hall, N.Y. : 696 pp

LES SUCCESSIONS ARTICULÉES AUTOUR DES LANDES À *CALLUNA VULGARIS* DANS LE MASSIF CENTRAL FRANÇAIS. COMPARAISONS AVEC QUELQUES AUTRES SYSTÈMES À ÉRICACÉES*

par Bernard DOCHE

Université Joseph Fourier, GRENOBLE I, B P 53 X — 38041 GRENOBLE Cedex
Équipe «Dynamique des systèmes biologiques de Montagne»
Unité - C N R S. 3657 C — 1989

MOTS-CLÉS : Dynamique végétation - Lande, *Calluna vulgaris* -Succession espèces - Blocage.

RÉSUMÉ
(Travail de synthèse)

Les types d'évolution des landes à ***Calluna vulgaris*** *individualisés dans le Massif central, sur les granites de Margeride (DOCHE, 1986), sont comparés à ceux de quelques autres systèmes à Ericacées. Les processus et les vitesses de substitution par d'autres groupements plus évolués, les modifications de biomasse, de structure, de composition floristique, de résistance à la colonisation phanérophytique qui accompagnent l'évolution endogène de ces Callunaies sont analysés et discutés.*

L'existence ou l'absence d'espèces ligneuses offensives capables de concurrencer la population chaméphytique dès son implantation modifie le type de succession et les vitesses de transformation du tapis végétal.

KEY-WORDS : Végétation dynamics - Heathland, *Calluna vulgaris* -Succession - Inhibition.

SUMMARY
(Synthesis paper)

The plant successions which depend on Calluna vulgaris heathlands (Massif central, France). Comparisons with others Ericaceae heathland

The distinct types of ***Calluna vulgaris*** *heathlands dynamics on the granites of the Margeride in the Massif central (DOCHE, 1986) are compared to some others* ***Ericaceae*** *heathlands. The processus and the speeds of substitution by other more evolved vegetal communities, the biomass modifications, the structure and composition which accompany the endogeneous evolution of these heathlands are analysed and discussed.*

The presence or absence of offensive woody species able to compete against the establishment of the chamephytic population modify the type of succession and the speed of the changes in the plant cover.

INTRODUCTION

Les successions individualisées dans l'étage montagnard, sur les granites de Margeride (DOCHE, 1986), montrent que les compétitions entre les populations de callune et de pin sylvestre règlent les vitesses d'installation du groupement forestier. Non concurrencée, l'Ericacée peut édifier une lande physionomiquement stable, difficilement colonisable par les phanérophytes.

Des successions de même type existent dans certaines régions du Massif central avec, parfois, des variantes d'évolution résultant des conditions écologiques. D'autres systèmes à Ericacées présentent en France, en Ecosse et en Belgique des comportements très proches face au vieillissement ou à la colonisation par d'autres ligneux.

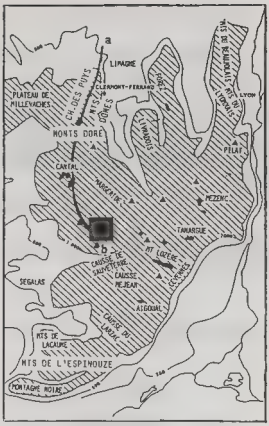
* Reçu le 9 septembre 1988 ; accepté le 27 novembre 1989

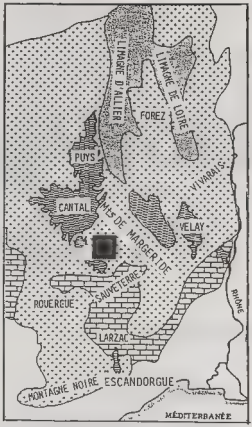
I — LES SUCCESSIONS INDIVIDUALISÉES EN MARGERIDE, SUR LE GÉVAUDAN ET SUR L'AUBRAC GRANITIQUE

A — *CARACTÈRES GÉNÉRAUX DU TERRITOIRE D'ÉTUDE*

A l'Est de l'édifice basaltique des monts et plateaux d'Aubrac, l'analyse du déterminisme et l'expression cartographique des successions végétales sur un territoire granitique de 70 km² (DOCHE, 1983, 1 et 2) ont souligné l'importance des landes à *Calluna vulgaris* dans les processus et les vitesses de substitution des phytocénoses.

Ce secteur, localisé sur la Figure 1, appartient à l'étage montagnard (altitude moyenne : 1100 m ; extrêmes allant de 900 à 1300 m). Le socle cristallin ancien, formé par les gra-





territoire au-dessus de 1000 m

parties ou sommets isolés dépassant 1400 m

a ligne de faîte principale ; importante limite botanique
b A l'ouest, l'influence atlantique est marquée

SOCLE CRISTALLIN ET PALÉOZOIQUE
PLATEAUX JURASSIQUES (CAUSSES)
FOSSÉS ALLUVIAUX (LIMAGNES)
RELIEFS VOLCANIQUES RÉCENTS

secteur granitique ayant permis l'individualisation des successions articulées autour des landes à Calluna vulgaris

FIG. 1. — Hypsométrie et lithologie du Massif central français (d'après OZENDA, 1985, modifié).
Hypsometry and lithology of Massif central mountains (France) (after OZENDA 1985, modified).

nites de Margeride, représente 90 à 95 % de la roche-mère en place. Des buttes basaltiques (avec des profils apparentés aux andosols), vestiges d'anciennes coulées volcaniques érodées par les glaciations du Quaternaire, complètent avec des micaschistes ce support édaphique. Les sols sur granites et micaschistes très vite égouttés sont à rattacher au groupe des sols bruns acides humifères avec, localement, la présence de sols bruns ocreux à ocre podzoliques.

Le climat est une variante atlantique du climat montagnard avec une distribution régulière des régimes pluviométriques saisonniers. Un gradient décroissant d'Ouest en Est existe pour les précipitations annuelles qui passent d'environ 1300 mm à 1000 mm.

Les pinèdes à *Pinus sylvestris*, les landes à Ericacées et à Légumineuses marquent de leur empreinte les paysages végétaux alors que la hêtraie ne subsiste que sous forme de lambeaux couvrant au maximum 5 % du territoire. Les travaux récents de palynologie (DE BEAULIEU, PONS, REILLE, 1985) et l'analyse du dynamisme végétal (DOCHE, 1986) permettent d'affirmer que ce secteur granitique est à rattacher à la «série acidiphile du hêtre» (*Luzulo-Fagenion*).

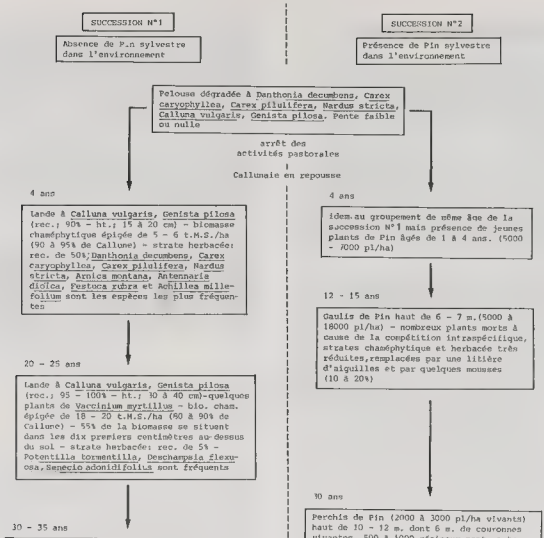


FIG. 2. — Successions végétales dans l'étage montagnard granitique du Massif central - 1100 m d'altitude

Plant succession patterns in the granitic montane level (1100 m) of Massif central.

B — *CARACTÉRISTIQUES MAJEURES DE CES SUCCESSIONS (Figure 2)*

Sous l'action du vent, le fort pouvoir de dispersion de la callune et du pin sylvestre rend dérisoire le rôle des animaux dans la dissémination de ces ligneux, contrairement au rôle qu'ils sont susceptibles de jouer dans l'ensemencement en hêtre des pinèdes.

Le pin sylvestre facilite le déroulement de la succession en créant rapidement un groupement forestier transitoire nécessaire au développement de la Hêtraie acidiphile (succession n°2).

En l'absence de résineux, les plants de callune déjà présents sur la parcelle au moment de l'arrêt des activités pastorales se développent puis tendent à monopoliser l'espace (succession n°1). Il s'agit d'une lande en repousse mais aussi, pour partie, en première installation (colonisation par les semis des espaces encore libres).

L'évolution, sur 30 ans, de la phytomasse épigée chaméphytique est présentée dans le Tableau I. La biomasse néoformée qui, chaque année, s'accumule dans les 30-40 premiers centimètres au-dessus du sol est d'une importance majeure pour expliquer, après 10-15 ans d'évolution, les problèmes de recolonisation rencontrés par les phanérophytes (DOCHE, 1984). Celles-ci se heurtent au développement de chaméphytes comme *Genista pilosa, Vaccinium myrtillus* et aux nouveaux plants de *Calluna vulgaris* qui apparaissent par marcottage. Au cours du vieillissement de la lande, entre 4 et 30-35 ans, la phytomasse épigée de Genêt et de Myrtille passe de 5,5 % (0,3 t. ha^{-1}) à 35 % (9 t. ha^{-1}). Si la dissémination des graines de Genêt poilu se fait à partir de plants toujours présents dans la communauté ligneuse basse (1), il n'en est pas de même pour la myrtille qui doit s'implanter par zoochorie, puis se multiplier par barochorie. Les semenciers de l'airelle, comme d'ailleurs ceux des phanérophytes susceptibles de coloniser la lande, sont toujours plus ou moins éloignés de celle-ci, ce qui peut expliquer en partie le fait que ces ligneux soient beaucoup moins prolifiques que le Genêt poilu au sein des «trouées» apparaissant dans la population âgée de callune.

Les travaux réalisés ne nous permettent pas de conclure à l'existence d'une succession cyclique naturelle au sein du peuplement chaméphytique. Tout se passe comme si *Genista pilosa* et *Vaccinum myrtillus* se substituent lentement, inexorablement à l'Ericacée. Dans une callunaie sénescente, les rares places inoccupées indiquent que les processus d'ouvertures des plants de callune et de remplacement par d'autres ligneux bas sont simultanés. L'évolution ultérieure n'a pu

TABLEAU I

Évolution de la biomasse épigée dans la lande à Calluna vulgaris (granites de Margeride - Massif central)

Above-ground biomass dynamics for Calluna vulgaris heathlands (granites of the Margeride - Massif central)

Age de la lande assimilé au nombre d'années écoulées depuis l'arrêt du pâturage		4 ans*	9-11 ans	14-16 ans	30-35 ans	
					2 landes	moyenne
Hauteur moyenne de la lande		15,5 cm	29 cm	40 cm	41,5 40.5	41 cm
BIOMASSE ÉPIGÉE	Callune	5,1 t/ha	9,3 t/ha	13,9 t/ha	19,9 13,4	16,6 t/ha
	Autres chaméphytes	0,3 t/ha	0,9 t/ha	1,3 t/ha	6,5 11,5	9 t/ha
	Total des ligneux	5,4 t/ha	10,2 t/ha	15,2 t/ha	26,4 24,9	25,7 t/ha
	Espèces herbacées	inf. à 2 t/ha ?	0,1 à 0,3 t/ha	0,1 t/ha	inf. à 0,02 t/ha	

* (en repousse et en première installation)

(1) «Ligneux bas» : employé pour désigner les espèces chaméphytiques ou nanophanérophytiques. Toutes les espèces phanérophytiques, quelle que soit leur hauteur donc leur âge, sont dénommées «ligneux hauts» (macrophanérophytes).

être abordée faute de sites appropriés ; nous présumons, cependant, qu'il sera impossible à la callune de regagner du terrain sur ces autres chaméphytes.

Dans une lande âgée de 30-35 ans, le dynamisme du pin sylvestre semble bloqué ; en réalité, il est excessivement lent, centré ponctuellement autour de phanérophytes semenciers isolées dans la lande. C'est par un processus de développement puis de confluence de ces bosquets d'arbres que la lande peut être éliminée (DOCHE, 1984).

II — LES SUCCESSIONS ARTICULÉES AUTOUR DES LANDES À CALLUNE SONT-ELLES TOUTES COMPARABLES DANS LE MASSIF CENTRAL ?

Pour définir les limites écologiques à l'intérieur desquelles les callunaies semblent suivre les mêmes types d'évolution, trois difficultés majeures sont à souligner :

— les landes ont une grande variabilité phytocénotique ;

— les études réalisées n'avaient pas toutes le même objectif, donc la même méthodologie ;

— enfin bon nombre de travaux ignorent les processus et les vitesses d'évolution, les caractéristiques structurales et la biomasse des phytocénoses.

De ces remarques, il résulte que tous les aspects de la succession ne peuvent être pris en compte.

A — *IMPLANTATION ET DÉVELOPPEMENT ENDOGÈNE DES CALLUNAIES*

L'absence de pin sylvestre dans les régions montagneuses du Massif central soumises à une forte influence océanique (Montagne noire, Monts de l'Espinouze, Aubrac volcanique, versant occidental des Monts du Cantal et des Monts Dore) peut faciliter l'établissement de groupements chaméphytiques physionomiquement stables. Il en est de même, au-dessus de 1300-1400 m, dans les régions à climat plus continental car le résineux est alors en limite écologique (Mont Mézenc, Monts du Forez et de la Margeride).

Sur l'Aubrac volcanique, la succession n°1 (Figure 2) existe ponctuellement, au-dessus de 1200 m d'altitude, là où les conditions climatiques éliminent aussi les landes à *Cytisus scoparius*.

Pour les Cévennes occidentales, la description des landes à callune des Monts de l'Espinouze dont le sommet culmine à 1127 m (BAUDIÈRE, 1972) montre que les processus de transformation apparaissent globalement analogues à ceux analysés sur les granites de Margeride, particulièrement pour les callunaies situées au-dessus de 1000 m, sur les versants nord, là où la myrtille participe à l'évolution. A plus basse altitude, c'est *Genista pilosa* qui semble s'approprier les vides apparaissant dans la population de callune sénescente. LUQUET (1926) souligne aussi l'absence de *Vaccinium myrtillus* dans les callunaies des Monts Dore d'altitude inférieure à 1000 m.

LOISEAU ET MERLE (1981) ont individualisé quatre périodes d'évolution pour les callunaies pâturées sur scories basaltiques, au Sud de la Chaîne des Puys, vers 1000 m d'altitude. Lorsque la population de callune est en début de phase sénescente, le retour du troupeau d'ovins permet une régression et un rajeunissement de la population, ce qui favorise l'installation des herbacées. C'est au cours de cette même période, sur l'Aubrac granitique, que les landes, en l'absence de perturbation, sont envahies par *Genista pilosa* et *Vaccinium myrtillus*.

En Margeride, DE MONTARD (1983) estime que les lois d'évolution du peuplement chaméphytique sont tout à fait proches de celles étudiées par LOISEAU et MERLE. En sol bien drainé, situation la plus fréquente dans ce massif, la lande ne se laisse guère dominer par l'herbe, sauf lorsque la pression de pâturage est exceptionnelle. DAGET (1967) signale que les callunaies d'altitude occupent l'emplacement d'anciennes hêtraies dont il ne subsiste que des reliques. Au-dessus de 1350 m, ces landes considérées comme paraclimaciques (climax de substitution) ont probablement une évolution vers la forêt très lente en l'absence de macrophanérophytes colonisateurs à fort pouvoir de recouvrement.

D'autres articles consultés et indiqués par un astérisque en bibliographie ont permis de préciser les limites altitudinales à l'intérieur desquelles la succession endogène individualisée sur les granites de Margeride existe ou est fortement probable.

Les plateaux faiblement mamelonnés de l'étage montagnard inférieur du Massif central, jusqu'à 1200-1300 m d'altitude, paraissent être les terrains les plus propices à ce type d'évolution dans la mesure où les conditions permettent au peuplement de callune d'envahir massivement les parcelles sans être concurrencé par d'autres chaméphytes. Plus en altitude, la topographie joue encore un rôle en «gommant» les expositions. Ainsi, les callunaies situées sur les sommets aplanis de la Margeride (région du Mont Mouchet, à 1400-1450 m) sont physionomiquement et floristiquement très proches de celles étudiées ; *Vaccinium myrtillus* ne colonise pas les parcelles abandonnées mais existe dans les landes âgées. Sur le Haut-Forez, aux mêmes altitudes et avec des conditions topographiques similaires, la description qui est faite des landes laisse supposer une présence constante de la myrtille quel que soit l'âge du groupement chaméphytique. Il apparaît donc que, avec l'altitude, cette airelle s'installe plus rapidement, participant même à la première colonisation si les conditions édaphiques de surface lui sont favorables ; le climat plus froid compense alors le couvert chaméphytique qui lui est nécessaire à plus basse altitude. Sa présence dans les callunaies âgées, en-dessous de 1000 m, devient même aléatoire.

Dans le Montagnard supérieur et dans le Subalpin, les conditions topographiques (pente, exposition), climatiques, et la durée de l'enneigement rendent *Calluna vulgaris* minoritaire face aux *Vaccinium* ; les mécanismes, les vitesses d'évolution des peuplements chaméphytiques, leur résistance à d'éventuelles colonisations ne sont alors plus comparables.

B — *POPULATIONS DE LIGNEUX CAPABLES DE CONCURRENCER LES LANDES À ÉRICACÉES*

Au Sud de la Chaîne des Puys, dans le Gévaudan, en Margeride, sur l'Aubrac granitique, dans le Velay et le Vivarais, *Pinus sylvestris* participe efficacement à la colonisation de jeunes landes ; il est aussi capable d'affaiblir localement les landes âgées.

L'étiolement de callunaies par la confluence de fourrés de noisetier en 50 ans (LUQUET, 1926), de bosquets de bouleau (LEMÉE, CARBIENER, 1956), suivi de l'implantation de jeunes hêtres, ont été observés dans la Chaîne des Puys. Le déroulement de telles successions est alors d'une extrême lenteur, ce que nous avons effectivement constaté sur l'Aubrac. L'évolution de ces landes vers la forêt peut aussi passer par des stades à *Cytisus scoparius* ou à *Cytisus purgans* dans de nombreuses régions du Massif central.

Plus en altitude, vers 1450 m sur le versant sud du Puy de Sancy et dans le Cirque de Chaudefour, le dynamisme des landes à Ericacées se matérialise par le développement de populations de *Sorbus aucuparia* (DELPECH *in* DE SLOOVER *et al.*, 1973) et par l'existence de franges de sorbiers et de bouleau au-dessus de la hêtraie (BOCK, PRELLI, 1975). Pour ces deux exemples, l'évolution reste à préciser car, à ces altitudes, l'installation d'une forêt bien structurée est incertaine, voire même impossible dans les landes au-dessus de 1500 m.

Pour l'ensemble du Massif central, les populations de pin sylvestre (sauf en versants atlantiques) et de genêt à balai peuvent être efficaces jusqu'à 1200-1300 m d'altitude. Dans le Montagnard supérieur, elles laissent place aux populations de genêt purgatif, noisetier, bouleau, sorbiers qui interviennent également à plus basse altitude mais toujours avec une efficacité moindre.

III — COMPARAISONS AVEC DES SUCCESSIONS ORGANISÉES AUTOUR D'AUTRES SYSTÈMES À ÉRICACÉES

A — *MODIFICATIONS DES LANDES AU COURS DE LEUR VIEILLISSEMENT*

1. Comparaison avec les callunaies d'Écosse

BARCLAY-ESTRUP (1970) a étudié, dans les callunaies du Nord-Est de l'Écosse, les changements de biomasse et de production accompagnant les modifications de structure et de composition floristique. Quatre stades d'évolution ont été individualisés : pionnier (âge moyen des plants : 5,7 ans -extrêmes 3 à 10 ans), construction (9 ans - 7 à 13 ans), maturité (17,1 ans - 12 à 28 ans), dégénérescence (24 ans - 16 à 29 ans).

En Écosse, l'âge de la population de callune correspond à la moyenne des âges des individus, alors que pour le Massif central, l'âge est assimilé au nombre d'années écoulées depuis l'arrêt du pâturage (Tableau I). Les stades pionniers correspondent à deux mécanismes différents de colonisation. En Écosse, la callune se réinstalle dans les trouées apparaissant dans la lande (succession cyclique) ; en Aubrac, ce sont des plants en repousse et des individus en première installation qui envahissent la pelouse dès l'arrêt du pâturage. Les conditions topographiques, climatiques et édaphiques doivent aussi influer sur la production chaméphytique. A la lecture des résultats, il est cependant possible de comparer globalement les processus, l'évolution des biomasses et des structures. Les différences majeures sont au nombre de quatre :

— En Grande-Bretagne, la hauteur moyenne de la population de callune atteint un maximum (63,2 cm) en phase adulte, puis régresse au cours de sa sénescence. Dans le Massif central, la population a son optimum vers 15 ans (40 cm) ; la lande conserve ensuite ce volume aérien grâce au développement d'autres chaméphytes. Les valeurs sont cependant toujours très inférieures à celles de Grande-Bretagne.

— La phytomasse de callune est supérieure en Écosse si l'on excepte les phases pionnières qui ne sont pas vraiment comparables. Au stade construction (9 ans), elle est supérieure de 60 % à celle en place sur l'Aubrac (15 t contre 9,3 t. ha^{-1}) ; cet écart d'environ 5-6 t. M.S. ha^{-1} subsiste jusqu'à la phase adulte (19,2 t contre 13,2 t). Puis l'évolution de cette biomasse se modifie totalement au cours de la sénescence de la population qui perd, en Écosse, près de 9 t en 7 ans (19,2 t à 10,4 t). Dans le Massif central, l'évolution de la phytomasse de callune reste à préciser entre 15 et 35 ans ; cependant, les mesures réalisées dans deux landes âgées de 30-35 ans font apparaître une stabilisation, voire une légère progression de celle-ci (13,9 t à 16,6 t).

— L'évolution de la biomasse épigée des autres ligneux bas diverge dans ces deux types de lande. En Écosse, les valeurs sont toujours inférieures à 1 t. ha^{-1} ; elles sont maximales en phase pionnière (0,86 t. ha^{-1}, soit 23 % de la phytomasse des ligneux), régressent ensuite face au développement de la callune (0,17 t - 1 %) puis augmentent très lentement aux stades adulte (0,35 t - 1,8 %) et dégénérescence (0,45 t - 4 %). Dans le Massif central, le type étudié se caractérise, de 0 à 15 ans, par une lente progression des chaméphytes. La phytomasse inférieure à 1 t (9 %), dix ans après l'arrêt du pâturage, atteint une valeur moyenne de 9 t (35 %) après 30-35 ans (respectivement 11,5 et 6,5 t dans les deux landes concernées).

— Dans les landes du Massif central, la distribution des Bryophytes est très irrégulière ; leur faible fréquence dans les jeunes peuplements devient négligeable dans les landes âgées. La fréquence des lichens, toujours très inférieure à celle des mousses, présente la même évolution. Cette régression est due à la compacité des groupements hauts de 40 cm pour une biomasse aérienne de 25-27 t/ha. En Écosse, la phytomasse des Bryophytes passe par un minimum au stade construction (1,5 t. ha^{-1}) et reprend ensuite sa valeur initiale (4,3 t. ha^{-1}) au stade dégénérescence car les «places vides» ne sont pas occupées par d'autres chaméphytes.

En Écosse, le stade construction est donc caractérisé par une nette diminution des ligneux, autres que la callune, des Bryophytes et des herbacées ; ces plantes se réinstallent ensuite progressivement, sauf celles du dernier groupe cité qui le feront plus tardivement au stade dégénérescence. Sur notre territoire, cette deuxième phase apparaît moins typée mais aux stades adulte puis dégénérescence, les chaméphytes empêchent la réimplantation des herbacées car les mécanismes d'ouverture du peuplement de Callune et de progression des ligneux bas sont simultanés.

BARCLAY-ESTRUP (1970) indique que dans les callunaies, les plus fortes biomasses totales se trouvent généralement en phase adulte ; elles sont comprises entre 15 et 25 t. ha^{-1} (muscinées comprises). Sur les granites de Margeride, la plus forte biomasse totale enregistrée est de 26,4 t. ha^{-1} dans un peuplement de callune âgé de 30-35 ans et envahi par *Genista pilosa* et *Vaccinium myrtillus*. A ce stade, la phytomasse est-elle stable, en régression ou en progression ? La réponse à cette question n'a pu encore être donnée faute de landes plus âgées.

2. Comparaison avec les landes de Bretagne

Après une perturbation de type fauche, CLEMENT et TOUFFET (1976) ont individualisé trois phases successives (néoformation de 0 à 3 ans, ralentissement de 4 à 7 ans, puis restructuration) dans l'évolution des landes mésophiles et hygrophiles des Monts d'Arrée. Nos méthodes d'étude n'ont pas permis de détailler ainsi l'évolution des callunaies du Massif central. Cependant, cinq ans après l'incendie volontaire d'une callunaie fermée, la phase de ralentissement n'est pas discernable ; les phytomasses épigées sont de 3,3 t, 4,6 t puis 5,9 t. ha^{-1} respectivement, trois, quatre et cinq ans après la perturbation. La productivité primaire nette apparente augmente même à partir de la quatrième année ; elle passe de 1,1 t à 1,3 t. $ha^{-1}.an^{-1}$. Pendant ces mêmes périodes, en Bretagne, celle des landes mésophiles passe de 3 à 0,7 t. $ha^{-1}.an^{-1}$, celle des landes hygrophiles de 1,2 à moins de 0,4 t. $ha^{-1}.an^{-1}$.

CLEMENT et TOUFFET ont retrouvé pour la plupart des ligneux bas, les quatre stades de développement décrits par BARCLAY-ESTRUP et GIMINGHAM (1969) mais leur vitesse de déroulement varie d'une espèce à l'autre. En lande hygrophile, 15 ans après la fauche, le stade maturité de la callune n'est pas encore atteint ; il en est de même sur les granites de Margeride puisque, 15 ans après l'arrêt du pâturage, la biomasse épigée de l'Ericacée continue d'augmenter.

En Bretagne, 15 à 17 ans après la fauche, les phytomasses aériennes totales sont de 27 t.ha^{-1} en lande mésophile, 15 t en lande hygrophile et, suivant les conditions édaphiques, de 15 à 29 t en lande xérophile (CLEMENT, 1987). Jusqu'à l'âge de 15 ans, les callunaies de l'Aubrac ont, avec en moyenne 1 t.ha^{-1}.an^{-1}, une productivité nette apparente bien inférieure aux landes mésophiles et xérophiles de Bretagne. Leur productivité est voisine de celle des landes hygrophiles et d'un type de lande sèche à *Erica cinerea*. Les conditions climatiques de l'étage montagnard, le type de perturbation initial, mais aussi le fait que sur l'Aubrac le développement de la callune résulte de la repousse de plants préexistants et d'individus en première installation, peuvent expliquer en partie ces différences.

Les biomasses sont nettement plus élevées dans les groupements dominés par les ajoncs puisque GLOAGUEN (1984) a mesuré 43 t.ha^{-1} dans une lande haute à *Ulex europaeus* (12 ans après incendie) et 47 t.ha^{-1} dans une lande mésophile à *Ulex gallii*. A titre de comparaison, dans la Chaîne des Puys, vers 900 m d'altitude, ROUSSEAU et LOISEAU (1982) ont enregistré une biomasse épigée de 41 t.ha^{-1} dans une formation à *Cytisus scoparius* âgée de 8 ans. Dans le Massif central, comme en Bretagne, la production de ces landes à Légumineuses est bien supérieure à celle des landes à Ericacées

B — *COLONISATION DES LANDES À ÉRICACÉES EN BRETAGNE, DANS LES ARDENNES BELGES ET DANS D'AUTRES MASSIFS MONTAGNEUX FRANÇAIS*

Si, en Bretagne, l'installation et la stabilité des landes des Monts d'Arrée dépend pour une grande part de l'absence de semenciers colonisateurs (CLEMENT, 1987), en leur présence, dans les landes mésophiles et hygrophiles, la germination des graines et le développement des plantules semblent gênés par la végétation et par la litière (CLEMENT, TOUFFET, 1976). Des populations d'*Ulex europaeus* peuvent cependant détruire des landes mésophiles à *Erica ciliaris*, améliorer la litière et créer un berceau favorable à l'installation de bouleau, bourdaine, chêne pédonculé (CLEMENT, 1987). Dans cet exemple, l'ajonc se comporte comme le pin sylvestre ou le genêt à balai dans le Massif central.

C'est probablement l'absence de ligneux colonisateurs de ce type qui explique la stabilité de grandes surfaces de lande à callune dans le district picardo-brabançon de Belgique, rendant ainsi très difficile l'évolution vers la chênaie acidiphile (HEINEMANN, 1956).

En Haute-Ardenne et dans les Hautes Vosges, ce sont les populations de *Sorbus aucuparia* qui jouent un rôle dynamique essentiel dans l'évolution des landes à callune-airelles (DE SLOOVER *et al.*, 1973). En réalité, elles transforment le groupement en un tapis de myrtille sans doute moins résistant à la colonisation que la lande initiale.

Dans l'étage subalpin (Alpes, Pyrénées), l'évolution des landes supraforestières reste souvent problématique à cause de la lenteur des processus dus aux facteurs climatiques, topographiques, mais aussi à l'absence d'espèce susceptible de jouer le rôle du pin sylvestre. Dans les Pyrénées centrales, en adret, les callunaies restent stables pendant de longues périodes. En ubac, les landes à myrtille peuvent être totalement colonisées par le *Rhododendron ferrugineum* avec, localement, une reconquête forestière (METAILIE, 1982). La pression défensive de la myrtillaie est alors plus faible, mais les vitesses de déroulement de la succession sont aussi fonction des conditions environnementales.

Sur les affleurements sablonneux acides du Massif du Vercors (Alpes), la disparition avec l'altitude du pin sylvestre illustre bien l'importance d'une espèce offensive dans l'évolution des landes à callune-myrtille (observations personnelles). De 1400 à 1600 m, le résineux s'implante très rapidement dans la lande avant qu'elle n'accroisse trop sa biomasse ; l'épicéa vient ensuite. Au-dessus de 1600 m, l'absence de pin liée aux conditions climatiques ralentit l'évolution vers une formation boisée ; c'est l'épicéa qui s'installe alors difficilement dans une lande fermée à Ericacées. La pessière, stade ultime d'évolution sur l'ensemble du secteur étudié (FAURE, 1968), résulte donc de successions différentes sur les plans floristiques et vitesses de déroulement.

CONCLUSION

La vitesse optimale de déroulement d'une succession végétale jusqu'à son terme ultime implique des conditions écologiques favorables mais surtout la présence, dans le proche environnement des parcelles abandonnées, de toutes les espèces participant efficacement à la succession. La durée de vie des phytocénoses successives s'accroît alors en général au fur et à mesure du déroulement de la séquence.

Si une espèce (type *Calluna vulgaris*) a le temps de structurer une communauté végétale temporairement stable (modèle d'inhibition de CONNELL et SLATYER, 1977), la durée de vie de cette communauté dépend alors des capacités qu'elle a de maintenir sa résistance face à la colonisation. Dans les populations sénescentes de callune du Massif central, l'installation de phanérophytes est gênée par le développement d'autres chaméphytes. L'évolution interne de ces callunaies peut donc être qualifiée de progressive et non de cyclique [cas des landes britanniques (WATT, 1947, 1955) et de celles des Pays-Bas (DIEMONT, HEIL, 1984)]. Au-dessus de 1300-1400 m d'altitude, les conditions topographiques, climatiques et la durée de l'enneigement imposent des successions organisées autour des vacciniaies.

Dans le Massif central non soumis à l'influence atlantique (versants Est), les populations de pin sylvestre accélèrent le déroulement des successions en éliminant rapidement des landes non encore structurées. D'autres ligneux transitoires (genêts, sorbiers, bouleaux, noisetiers) jouent un rôle dynamique essentiel dans diverses montagnes mais leur biologie, leur écologie, le recouvrement de leur houppier, la densité des populations rendent ces espèces moins efficaces que le pin pour éliminer les landes à Ericacées.

BIBLIOGRAPHIE

(Les références précédées d'un astérisque sont celles utilisées pour l'analyse bibliographique citée dans le paragraphe II - A).

*ALVERNY A. (d'), 1907. — Les Hautes Chaumes du Forez. *Bull de la Diana* (Montbrison), **15**, 160-211.

*ARCHER E., DELAPORTE E., 1953. — Décadence des alpages forézien : causes et remèdes *Bull. techn. d'information des ingénieurs des services agricoles*, **83** (10), 755-771

BARCLAY-ESTRUP P., GIMINGHAM C.H., 1969. — The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. I) Vegetational change in relation to the *Calluna* cycle. *J. Ecol.*, **57**, 737-758.

BARCLAY-ESTRUP P., 1970. — The description and interpretation of cyclinal processes in a heath community. II) Changes in biomass and shoot production during the *Calluna* cycle. *J. Ecol.*, **58**, 243-249.

*BAUDIÈRE A., 1972. — Contribution à l'étude de la végétation des landes des Monts de l'Espinouze (Cévennes occidentales). *Bull. Soc. bot. Fr.*, **119**, 928me sess. extr., 65-109

BOCK C., PRELLI R., 1975. — Notice explicative de la carte des groupements végétaux du cirque de Chaudefour (Monts Dore). *Arvernia Biologica, Bot.*, Nouvelle série, fasc. n°2, 26 p.

*CARBIENER R., 1966. — *La végétation des Hautes Vosges dans ses rapports avec les climats locaux, les sols et la géomorphologie. Comparaison avec la végétation subalpine d'autres massifs montagneux à climax «allochtone» d'Europe occidentale.* Thèse de Doctorat d'État, Fac. Sci. Paris-Orsay, 174 p.

*CARLES J., 1953. — A travers le Velay. *Bull. Soc bot. Fr.*, **100**, 80ème sess. extr., 59-67.

CLEMENT B. , TOUFFET J. , 1976. — Biomasse végétale aérienne et productivité des landes des Monts d'Arrée (Bretagne, France). *Oecol. Plant.*, **11** (4), 345-360

CLEMENT B., 1987. — *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse d'État, Univ. Rennes, 320 p.

CONNELL J.H., SLATYER R.O., 1977. — Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, **111**, 1119-1144.

*COQUILLARD P., GUILLOT J., GUEUGNOT J , 1985. — A propos de la dynamique des Hêtraies de basse altitude sur le rebord oriental du plateau de la Chaîne des Puys. *Rev Sc. Nat. d'Auvergne*, 51, 9-23.

*DAGET Ph., 1967. — *Étude phyto-climatique d'une région de moyenne montagne : la Margeride.* C.E.P.E., Doc. n°36, 186 p.

DE BEAULIEU J.L., PONS A., REILLE M., 1985. — Recherches pollen-analytiques sur l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Monts d'Aubrac (Massif central, France). *Review of Palaeobotany and Palynology*, Amsterdam, **44**, 37-80.

*DE MONTARD F., GACHON L., SERVIER J.M., 1973. — Régénération des pâturages sur le Massif du Forez à partir de la végétation spontanée. *Actes du 98e Congrès national des Sociétés savantes*, St-Etienne, Sciences, **T. I**, 1975, 321-329.

*DE MONTARD F., 1983. — Les landes à Callune : valeur pastorale. *La Margeride : la montagne, les hommes*. INRA, 475-499.

DE SLOOVER J., DUMONT J.M., LEBRUN J., 1973. — Les landes à Callune et Airelle du plateau des Tailles (Haute Ardenne belge) *Colloques phytosociologiques*. II. La végétation des landes d'Europe occidentale. Lille, Éd., J. Cramer, 1-12

DIEMONT W.H., HEIL G.W., 1984. — Some long-term observations on cyclical and seral processes in dutch heathlands. *Biological Conservation*, 30, 283-290.

DOCHE B., 1983 (1). — Contribution à l'étude d'une séquence majeure du dynamisme végétal dans l'étage montagnard granitique du Massif central (Cantal). *Bull. Ecol.*, **14** (2), 79-85, 1 carte monochrome h.t. à 1/12.500.

DOCHE B., 1983 (2). — Dynamisme des phytocénoses de la série acidiphile du Hêtre pour la période 1948-1982 dans le Massif central français. *Doc. Cartogr. Ecol*, **XXVI**, Grenoble, 49-60, 1 carte coul. h.t. à 1/25 000.

DOCHE B., 1984. — Démographie de *Pinus sylvestris* dans les Callunaies de l'étage montagnard granitique (Massif central français). *Doc. Cartogr. Ecol.*, **XXVII**, Grenoble, 21-42.

DOCHE B., 1986. — *Déterminisme et expression cartographique des successions végétales : exemple de l'Aubrac montagnard (Massif central français)*. Thèse d'Etat, Univ. Scient., Techn., et Méd. de Grenoble, 252 p., 3 cartes h.t.

FAURE Ch., 1968. — Feuille de Vif (XXXII-35). *Doc. Carte Vég Alpes*, VI, Grenoble, 7-69.

GLOAGUEN J.C., 1984. — *Contribution à l'étude phytoécologique des landes bretonnes.* Thèse d'Etat, Univ. Rennes 1, 379 p.

HEINEMANN P., 1956. — Les landes à *Calluna* du district picardo-brabançon de Belgique. *Vegetatio*, **7**, 99-147.

*LEMEE G., CARBIENER R., 1956. — La végétation et les sols des volcans de la Chaîne des Puys. *Bull. Soc bot. Fr.*, **103**, 82ème sess. extr. 7-29.

LOISEAU P., MERLE G., 1981. — Production et évolution des landes à Calluna dans la région des Dômes (Puy-de-Dôme). *Acta oecologica/Oecolog. Appl.*, 2 (4), 283-298.

*LUQUET A., 1926. — *Essai sur la géographie botanique de l'Auvergne. Les associations végétales du Massif des Monts Dore.* Thèse d'Etat, Fac. Sciences, Paris, 266 p.

METAILIE J.P., 1982. — Le rôle du feu dans la dynamique des landes supraforestières des Pyrénées centrales. *In* : Ecologie et Biogéographie des milieux montagnards et de haute altitude. Actes Coll. Intern. Gabas-Laruns, 10-12 sept. 1982. Ed. J.J. Lazare, R. Marty et R. Dajoz. *Documents d'Ecologie Pyrénéenne*, **III-IV**, publiés en 1984, 499-502

OZENDA P., 1985. — *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen.* Paris, Ed. Masson, 344 p

*QUEZEL P., RIOUX J.A., 1954. — L'étage subalpin dans le Cantal (Massif central de la France). *Vegetatio*, **4** (6), 345-378.

ROUSSEAU S., LOISEAU P., 1982. — Structure et cycle de développement des peuplements à *Cytisus scoparius* L. dans la chaîne des Puys. *Acta Oecologica/Oecol. Appl.*, 3 (2), 155-168

*THEBAUD (G.), 1983. — *Contribution à l'étude des Hautes Chaumes du Forez. Phytoécologie des communaux du Brugeron (Puy-de-Dôme), éléments pour leur gestion à long terme.* Thèse de 3ème cycle, Univ. Clermont II, 187 p.

WATT A.S., 1947. — Pattern and process in the plant community. *J. Ecol.*, **35**, 1-22.

WATT A.S., 1955. — Bracken versus heather : a study in plant sociology. *J. Ecol.*, **43**, 490-506.

LA RÉGÉNÉRATION DANS LA PESSIÈRE À MYRTILLE. DESCRIPTION PRÉLIMINAIRE DE DEUX STATIONS DANS LES ALPES SEPTENTRIONALES INTERNES*

par Jean ANDRÉ, Pierre GENSAC et Monique GAUTIER

Pédologie biologique, Université de Savoie, B.P 1104 — 73011 CHAMBERY Cedex

MOTS-CLÉS : Epicéa - Myrtille - Régénération - Sols - Champignons.

RÉSUMÉ
(Travail original)

La phytocénose et le sol de 2 pessières à myrtille, B située à 1630 m d'altitude, H à 1880 m sont étudiés. Ces 2 forêts sont très différentes. Les arbres sont beaucoup plus denses et plus âgés en H qu'en B. Le tapis de myrtille continu en H est épais et ancien, alors qu'en B il est largement ouvert et plus récent. Les champignons comportent un plus grand nombre d'espèces en H. Le sol correspond à un ranker colluvial en B, à un sol podzolique en H avec une épaisse litière. Les régénérations, jeunes semis et arbrisseaux, sont présentes par taches en B, totalement absentes en H. Ces différences ne sont pas seulement liées à des conditions écologiques et à la nature de l'exploitation, mais surtout au fait que B correspond à une forêt mûre alors qu'en H la forêt est vieille. Une recherche sur les processus de vieillissement de la pessière d'altitude est nécessaire pour élaborer des méthodes sylvicoles assurant son renouvellement.

KEY-WORDS : Spruce - Bilberry - Regeneration - Soils - Fungi - Forest ageing - Level

SUMMARY
(Original scientific paper)

Regeneration in a spruce forest with bilberries. Case of two stations in the internal Northern Alps

The phytocoenology and the soil of two «spruce forests with bilberries» (B situated at a level of 1630 m, and H at a level of 1880 m) are studied. These two forests are very different. In H, the trees are more numerous and older than in B. The cover of bilberries, which is continuous in H, is thick and old, whereas it's broadly opened and new in B. Fungi offer a greater number of species in H. In B, the soil squares with a colluvial ranker, and in H, with a podzolic soil with a thick litter. Regenerations, young seedlings and shrubs appear by spot in B, and they do not exist at all in H. These differences are not only linked to ecological conditions, but especially to the fact that B is similar to a mature forest, whereas the forest is old in H. A research on the process of ageing of the spruce forest is necessary to elaborate the silvicol methods for its renewal.

INTRODUCTION

L'absence de régénération dans les peuplements résineux d'altitude a été constatée depuis longtemps. Des archives du XIXe siècle en font état, ainsi que les rapports forestiers du début du siècle, et ceci pour l'ensemble de l'Arc alpin comme d'ailleurs dans le Jura et les Vosges. Il s'agit d'un phénomène qui serait «bien connu», pour lequel de nombreuses solutions empiriques ont été proposées et mises en oeuvre, leurs résultats ayant été le plus souvent très décevant.

Ce problème concerne en premier lieu les forêts d'épicéa ou pessières, c'est-à-dire les plus vastes surfaces forestières des Alpes françaises septentrionales. Il prend une acuité particulière dans celles qui présentent un tapis dense de myrtille (*Vaccinium myrtillus*). Ce sous-arbrisseau, indicateur de conditions fraîches et d'un sol acide, agit directement comme obstacle à la régénération soit par concurrence vis-à-vis du jeune arbre (lumière, eau, sels minéraux), soit par allélopathie liée à des composés phytotoxiques provenant des feuilles, de la litière et des racines. Indirectement, ces composés peuvent intervenir sur les champignons mycorhiziens indispensables à la croissance, *Vaccinium myrtillus* possédant également ses propres mycorhizes très efficaces donc très concurrentielles. La myrtille apparaît donc comme un élément primordial dans la constitution de la niche écologique du jeune plant d'épicéa. Or les pessières à myrtille possèdent une très large répartition dans les étages montagnard et subalpin (de 1200 à 1900 m), des Alpes intermédiaires et internes, forêts de production et forêts de protection. Deux stations représentatives diffèrent par leur altitude ont été choisies dans la forêt communale de Mâcot. Une analyse précise des phytocénoses a paru être un préalable indispensable pour mettre en évidence les paramètres biologiques majeurs en cause lors du renouvellement des individus. Une grande partie des obstacles se situant dans les premiers cm du sol, le profil pédologique a été établi. Cette description préliminaire des stations permet de dégager les points à approfondir et d'envisager une expérimentation sur placettes de taille réduite (1 m²), puis sur surfaces plus vastes où différents traitements sylvicoles pourront être effectués en grandeur réelle.

* Reçu le 17 février 1989 ; accepté le 20 mai 1989.

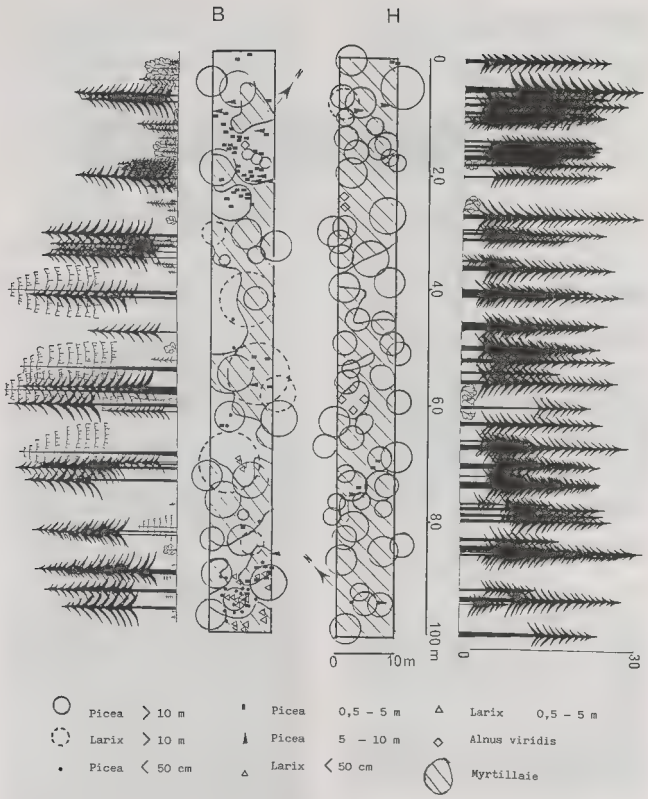


FIG. 1. — Projections verticales et sur le sol des arbres et arbustes dans les 2 transects.

L'objectif est de fournir des enseignements susceptibles d'aider à l'élaboration de techniques sylvicoles adaptées aux pessières d'altitude, du moins dans le cas des peuplements à myrtille.

I — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le choix des stations a été guidé par les connaissances acquises : travaux sur les pessières de Tarentaise (GENSAC, 1967), approfondissement lors des recherches PIREN-Canton d'Aime (1983), inventaire statistique forestier détaillé avec description de placettes tous les 100 m suivant un quadrillage rigoureux.

La station B (bas) est située dans le bois de Nant-Frésin (Parcelle 5) à 1630 m d'altitude, en exposition N - NW sur colluvions acides (schistes et grès du Houiller). Selon l'inventaire forestier, il s'agit d'un futaie adulte vieillie, le volume à l'ha atteignant 170 m^3 , la régénération étant très incertaine (on verra par la suite qu'elle y apparaît par taches).

La station H (haut) est située dans la forêt de Plangagnant (Parcelle 19), à 1880 m d'altitude, en exposition NW sur colluvions de quartzite. L'inventaire forestier la classe dans les futaies adultes vieillies avec 310 m^2 par ha comme volume et une régénération également très incertaine. Ces deux stations se trouvent au sein de peuplements homogènes étendus. Les sondages effectués par l'O.N.F. à la tarière de Pressler révèlent l'absence d'individus d'un âge inférieur à 80 ans, et une prédominance des classes d'âge de 120 à 150 ans.

La description des caractères liés au renouvellement de la forêt sera menée de façon comparative en suivant l'ordre descendant des strates pour aboutir à l'étude du sol. Chacune des strates réclamant des méthodes particulières d'investigation, celles-ci seront exposées au fur et à mesure. Les régénérations, jeunes arbres d'une taille inférieure à 10 m, seront finalement traitées en fonction de la phytocénose et du sol. Les principaux paramètres climatiques sont en cours de mesure , justifiant des observations sur plusieurs années, ils ne peuvent donc pas être exposés ici.

II — LA PHYTOCÉNOSE

1. *LA STRATE ARBORESCENTE*

1.1. Méthodes

Cette strate a été étudiée suivant les méthodes héritées des écoles suisses et autrichiennes (LEIBENDGUT, 1959, MAYER, 1976). Dans chacune des stations,des transects de 100 m de long et 10 m de large ont été matérialisés sur le terrain, puis cartographiés, la vue verticale étant ensuite établie (Fig. 1). Chaque arbre a été situé ; la hauteur, le diamètre du tronc à hauteur d'épaule, le diamètre de la couronne, l'orientation de celle-ci par rapport au tronc, la hauteur des branches les plus basses ont été notés ; les souches ont été inventoriées et leur ancienneté évaluée (GENSAC, publication sous presse). Pour les jeunes arbres et jusqu'aux plantules, la hauteur a été mesurée, les régénérations ont donc été comptées et situées. Cette situation établie en 1987 et servant ici à une comparaison synchronique pourra éventuellement être utilisée de façon diachronique.

1.2. Résultats

Les données dendrométriques générales tirées des mesures précédentes sont fournies par la figure 2. Elles complètent la physionomie cartographique. Les deux stations sont très différentes. On remarque immédiatement la présence de mélèze en B alors qu'il est pratiquement absent en H. Dans les deux cas, la densité des arbres est très élevée et elle atteint en H le double de celle de B. Ceci peut s'expliquer par une exploitation jusqu'à présent très faible et à des chablis réduits en H (consultation des calepins d'aménagement). La répartition de classes de diamètre est également différente avec des diamètres moyens très largement supérieurs en H, la classe maximale correspondant à 45 cm alors que pour B, elle n'est que de 35 cm. Pour les classes de hauteur, la suprématie de H s'affirme également, le rapport diamètre/hauteur s'y trouvant également plus élevé ce qui est peut-être l'explication des chablis moins fréquents. Comme pour tous les arbres situés en altitude, la longueur de la couronne est plus grande.

Les deux stations correspondant à des futaies régularisées se distinguent néanmoins très nettement dans leur strate arborescente par des traits liés en partie à une exploitation forestière différente, mais aussi à des conditions écologiques suffisamment divergentes.

2. *LA STRATE SOUS-ARBUSTIVE*

Dans les deux cas, la strate des arbustes est pratiquement négligeable, les jeunes arbres mis à part (traités en fin d'exposé). Toutefois il faut signaler la présence de bosquets d'aune vert pour la station H.

Vaccinum myrtillus est très largement dominante dans la strate sous-arbustive, *V. vitis idaea* et *Rhododendron ferrugineum* ne jouant qu'un rôle accessoire dans les deux stations considérées où ils ne forment que des taches très localisées.

La myrtille se répartit (Fig. 1) par taches d'une très grande densité (dénommées par la suite myrtillaies) séparées par des trouées à taille variable. Les trouées sont larges et nombreuses en B alors qu'elles sont de beaucoup plus petite taille en H, on passe d'un recouvrement global de 50 % (B) à 80 % (H). La physionomie de cette strate est d'ailleurs différente, d'un aspect continu et exubérant en H justifiant l'appellation restreinte de *Piceetum subalpinum myrtilletosum*, on assiste à un morcellement du tapis sous-arbustif en B, laissant de larges plages libérées pour d'autres faciès (à *Luzula*, à *Prenanthes purpurea*). La dynamique de population de *Vaccinium myrtillus* paraît cependant difficile à aborder du fait de sa morphologie (FLOWER-ELLIS, 1971). Chaque individu développe, en effet, un système de rhizomes horizontaux ramifiés dans la couche superficielle du sol, ces rhizomes portant des bourgeons dont sont issues des tiges aériennes verticales, ramifiées et persistantes à feuilles caduques. Chacune de ces parties évoluant, le tapis de myrtille observé peut être formé de tiges d'âge différent produites par des rhizomes eux-mêmes d'âge différent et pouvant provenir de plusieurs individus. Au niveau du sol, il en résulte un enchevêtrement d'unités qu'il n'est pas possible de considérer isolément, aussi doit-on adapter les méthodes aux différents niveaux d'étude : 1) ensemble du tapis en considérant le volume occupé par les parties aériennes, 2) phytomasses aériennes et souterraines, 3) caractères des différentes tiges verticales, chacune d'entre elles étant considérée comme un module, ce qui permet de quantifier la dynamique de la population de *Vaccinium myrtillus*.

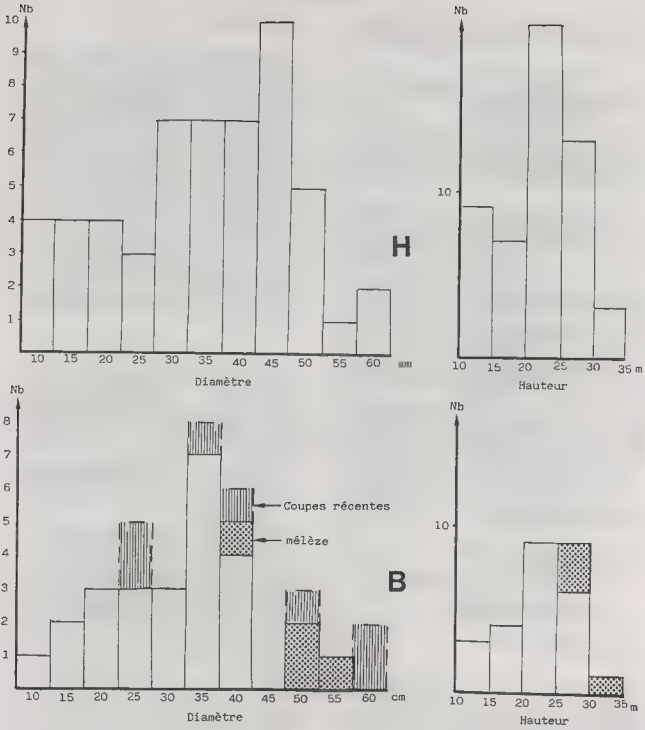


FIG. 2. — Classes de diamètres et de hauteurs pour les arbres des 2 transects.

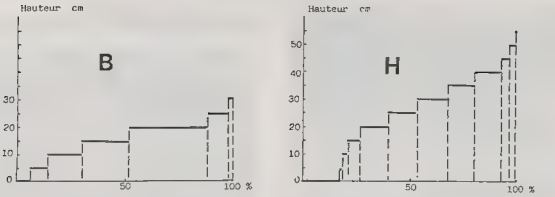


FIG. 3. — Taux de hauteur maximale de la myrtille par mesure tous les 10 cm de long d'un transect de 20 m réalisé dans la myrtillaie dense des 2 stations.

2.1. Morphologie du tapis sous-arbustif

Des transects ont été réalisés pour les deux stations dans la myrtillaie dense, là où le manteau était le plus fermé. Sur une ligne de 20 m de long, la hauteur maximale des pieds de myrtille a été relevée tous les 10 cm (par contact avec une fiche). En même temps la présence d'autres espèces était notée. La figure 3 fournit les pourcentages des différentes hauteurs cumulées. Il en ressort que si les trouées de petite taille sont plus nombreuses en H qu'en B, les pieds de myrtille atteignent une plus grande taille en H (50 cm) qu'en B (35 cm) où 80 % de relevés se situent à 25 cm au maximum alors qu'en H près de 50 % des relevés sont supérieurs à cette taille.

Les différences observées pour les hauteurs et longueurs des tiges aériennes entre B et H, sont significatives. En B, peu de différences hauteur/longueur, en H, différences très nettes entre ces 2 mesures. Cela tient à une morphologie différente : en B les tiges de myrtilles sont plus rectilignes et verticales avec les ramifications de faible envergure, en H les tiges sont courbes et leur couronne est étalée ce qui compense en partie l'existence des trouées de petite taille déjà signalées.

Le tapis de myrtillaie présente donc des qualités différentes dans les deux stations, ce qui induira au niveau du sol des capacités différentes à servir de site de germination et de croissance pour le jeune plant d'épicéa.

2.2. Les phytomasses

Elles ont été évaluées à partir d'une dizaine de prélèvements sur des carrés de 50 × 50 cm dans la myrtillaie dense de chaque station, et portant à la fois sur la végétation aérienne et les 10 premiers cm du sol (Tab. I).

Les rapports feuilles/masse aérienne totale sont significativement différents. En B, la masse foliaire tend à l'emporter sur la matière ligneuse aérienne par rapport à H où les tiges (et donc le bois) sont plus importants. De même pour les parties souterraines, les racines représentent une phytomasse relative plus importante en H qu'en B.

2.3. Les tiges aériennes

Les unités que constituent les tiges aériennes peuvent permettre d'utiles comparaisons quant à leur densité et à leur diamètre. Une évaluation a pu être tentée (tab. II) à partir des prélèvements effectués pour les mesures de phytomasse.

TABLEAU I

Phytomasse myrtille exprimées en g.m^{-2}

Parties aériennes

	Feuilles	Tiges aériennes	Total	Rapport feuilles/ Total %
B	68 ± 11,5	280 ± 42,5	348 ± 54	19,5 ± 0,5
H	55,5 ± 11	312 ± 67	367 ± 77	15,5 ± 1

Parties souterraines

	Racines	Rhizomes	Total	Rapport racines/ Total %
B	32,5 ± 9,5	512,5 ± 115,5	545 ± 122,5	6 ± 1,5
H	24,5 ± 6,5	316,5 ± 72	341 ± 77,5	7,5 ± -1

Total : B 893 ± 148 H 708 ± 201

TABLEAU II

Valeurs mesurées sur les tiges de myrtille des 2 stations

	B	H
Densité (tiges aériennes. m^{-2}	470 ± 185	180 ± 95
Diamètre base mm	2,85 ± 0,85	3,50 ± 1,30
Diamètre rhizome mm	2,60 ± 0,60	3,40 ± 1,0

Les différences sont à chaque fois très significatives. La densité en B l'emporte très largement sur celle de H ce qui pourrait témoigner d'une plus vive activité. Si une étroite corrélation entre diamètre et âge ne peut être établie (FLOWER-ELLIS, 1971), il paraît bien évident que les deux myrtillaies sont constituées en moyenne par des modules plus âgés en H qu'en B. La strate sous-arbustive confirme donc bien les résultats obtenus à partir de la strate arborescente La dynamique de la myrtillaie dans les 2 stations fera, par la suite, l'objet d'une analyse plus fine dans le but de mettre en évidence les répercussions possibles sur les processus de régénération.

3. *LA STRATE HERBACÉE*

Le développement de la strate sous-arbustive laisse peu de place à une strate herbacée pauvre en espèces. A côté d'un lot d'espèces fréquentes dans toutes les forêts résineuses d'altitude, des espèces différentielles marquent bien l'appartenance à deux associations distinctes. En B, on note particulièrement *Luzula nivea, Phyteuma spicatum, Mianthemum bifolium, Veronica officinalis* indiquant les affinités montagnardes du groupement alors qu'en H la présence de *Pinus cembra, Listera cordata* et *Lycopodium annotinum* traduit bien l'ambiance subalpine. Les différences apparaissent nettement dans les relevés quantitatifs correspondant aux transects effectués dans la myrtillaie dense (tab. III). Le rôle joué par *Melampyrum sylvaticum* dans B et celui de *Homogyne alpina* dans H justifient pleinement les appellations respectives *Melampyro sylvatici-Piceetum* et *Homogyno alpinae-Piceetum* de MAYER (1984) pour ces deux pessières à myrtille.

TABLEAU III

Fréquences relatives en ‰ des espèces relevées tous les 10 cm le long des transects dans la myrtillaie dense

Espèces communes	B	H
Deschampsia flexuosa	368	285
Hieracum sylvaticum	8	3
Espèces différentielles de MAC B		
Melampyrum sylvaticum	370	27
Prenanthes purpurea	5	0
Luzula flavescens	5	0
Veronica officinalis	5	0
Espèces différentielles de MAC H		
Oxalis acetosella	70	455
Luzula sylvatica	75	410
Homogyne alpina	10	215
Dryopteris spinulosa	0	15
Saxifraga cuneifolia	0	25

La strate herbacée traduit donc bien l'existence de conditions différentes. En dessous, la strate muscinale forme un tapis discontinu, dense sous la myrtille, réduit dans les faciès herbacés de B, en particulier au niveau des taches de régénération. *Rhytidiadelphus triqueter* et *Hylocomium splendens* sont constantes, les autres espèces faisant actuellement l'objet d'un inventaire précis.

4. *LA FLORE FONGIQUE*

Elle joue un rôle essentiel dans les écosystèmes forestiers et doit être examinée avec précision si l'on veut comprendre leur fonctionnement (TRAPPE et FOGEL, 1977) en particulier pour la régénération où une bonne mycorhization paraît indispensable (BOULLARD, 1959, 1961, 1962 ; KOWALSKI, 1982). La mycorhization du jeune semis est obligatoire pour son intégration au système forestier (LE TACON, 1982). Elle est d'autant plus nécessaire que le milieu est hostile, voire toxique (LE TACON, 1978) et que les concurrents (arbres adultes et myrtille principalement) sont eux mycorhizés correctement (STONE, 1960 ; READ, 1986 ; SPINNER et HASELWANDTER, 1986), cette symbiose facilitant l'installation d'un plant dans un milieu phytotoxique, particulièrement en présence d'Ericacées (HANDLEY, 1963 ; LE TACON et coll., 1984). A la succession des groupements végétaux dans une série dynamique de végétation conduisant au stade final forestier correspond une évolution de la partie superficielle du sol (PATERNOSTER, 1981) : humus, microflore, mycocénose saprophytique et symbiotique. Ainsi les champignons mycorhiziens des jeunes arbres des premiers stades, hébélomes par exemple, laissent la place aux champignons des arbres âgés des stades climaciques : cortinaires et bolets (DIGHTON et MASON, 1985). Un inventaire du potentiel mycorhizien des deux stations révélant le cortège fongique auquel le jeune plant d'épicéa pourrait s'associer, présente donc un grand intérêt ainsi que, par ailleurs, la reconnaissance des champignons saprophytes en relation avec l'évolution de la matière organique du sol (DIGHTON et coll., 1987). De nombreuses listes de champignons des pessières d'altitude ont déjà été établies (FAVRE, 1960 ; THOEN, 1980) des tentatives de mycosociologie ayant été effectuées (POULOUX, 1979 ; BUJAKIEWICKS, 1981), certaines espèces ayant pu être attribuées à des groupements végétaux particuliers (BON et GEHU, 1973). Un premier catalogue des espèces, dont la présence a été révélée par la découverte du carpophore, a pu être établi et un regroupement par type trophique effectué. La répartition dans le temps et l'espace, soit une approche dynamique de la mosaïque forestière reste un objectif prochain à réaliser.

Des récoltes échelonnées dans le temps ont eu lieu sur 3 ans de 1986 à 1988. Elles ont porté sur 223 espèces déterminées avec l'aide extrêmement précieuse de Madame MEYER (Fédération Mycologique Dauphiné-Savoie) à partir des documents de base de JULICH (1984), MOSER (1963 et 1978) et en ayant recours à des monographies pour des genres difficiles (KÜHNER, 1938 ; BON, 1980, 1984 ; BREITENBACH et KRAENZLIN, 1981 ; TARTARAT, 1988). Aux difficultés de détermination vient s'ajouter la nécessité de poursuivre les récoltes pendant plusieurs années et ceci du printemps à l'automne, la production des carpophores étant très sporadiques et très fugaces en fonction des conditions pédoclimatiques. De plus, beaucoup de champignons mycorhiziens développent leur carpophore dans le sol leur rôle étant très important et très peu connu (FROIDEVAUX et SCHWARZEL, 1977 ; FOGEL, 1976 ; MASER et TRAPES, 1984). Si une récolte systématique n'a pu être envisagée, les investigations portant sur les appareils racinaires ont permis d'en dégager certains, leur détermination ayant été effectuée par Mrs RIOUSSET et MORNAND. Les listes établies sont donc nécessairement incomplètes, mais les espèces épigées les plus abondantes sont présentées ici (tab. IV).

La constitution de groupes trophiques : champignons saprophytes, champignons reconnus comme mycorhiziens sans précision sur l'arbre hôte, champignons reconnus comme mycorhiziens de l'épicéa et souvent d'autres espèces, a été réalisée d'après les travaux de TRAPPE (1962), VON EGON ORAK (1960), THOEN (1980), AL ABRAS (1985),

TABLEAU IV

Champignons dominants inventoriés et classés en groupes trophiques

SAPROPHYTES

communs aux deux stations

Hypholoma capnoides	*Mycena epipterygia*
Marasmius androsaceus	*Mycena zephirus*
Micromphale perforans	*Strobilurus esculentus*

MYCORHIZIENS

communs aux deux stations

Boletinus cavipes	*Sullus grevillei*
Russula vinosa	

MYCORHIZIENS DE L'EPICÉA

communs aux deux stations

Amanita muscaria	*Lactarius aurantiofulvus*
Amanita submembranacea	*Lactarius rufus*
Chroogomphus helveticus	*Rozipes caperata*
Cortinarius anomalus	*Russula decolorans*
Dermocybe cinnamoena	*Rulla mustelina*
Dermocybe sanguinea	

en station B	en station H
Cantharellus cibarius	*Cortinarius gentilis*
Sarcodon imbricatus	*Lactarius lignyotus*

BOULLARD (1988). Il est apparu inutile de fournir ici une liste complète des espèces reconnues, aussi le tab. IV ne correspond qu'aux principaux champignons dominants, c'est-à-dire ceux dont le nombre d'individus reconnus par leur carpophore est le plus élevé. Les champignons dominants communs aux deux stations sont de loin les plus nombreux.

La comparaison de la composition spécifique des deux stations et des différents groupes (tab. V) permet de constater que la station H comporte un plus grand nombre d'espèces que la station B, ceci principalement pour les espèces saprophytes ce qui est à mettre en parallèle avec une litière plus abondante, une humidité plus grande et plus constante alors que la totalité des espèces mycorhiziennes représentent la moitié du cortège fongique de chaque station. Un nombre plus élevé en espèces de champignons mycorhiziens de l'épicéa est observé en H par rapport à B, mais en se référant cette fois-ci au nombre de genres, la situation est inversée ce qui pourrait traduire, en restant prudent, une plus grande diversité potentielle en B. Faute de points de comparaison, on ne peut s'engager également sur les abondances relatives des espèces des stades initiaux et finaux

Le nombre relativement faible de champignons communs aux deux stations au niveau spécifique dans les 3 groupes trophiques correspond à des conditions stationnelles différentes. Le fait que 80 % des champignons décomposeurs soient différents indique bien que le fonctionnement des deux écosystèmes n'est pas semblable au niveau des horizons de surface, seules les espèces ubiquistes étant abondantes. En comparant avec les relevés de pessières des autres auteurs, on peut constater l'existence d'un plus grand nombre d'espèces liées aux forêts d'épicéa en H, station subalpine, qu'en B, station du montagnard supérieur assurant la liaison avec les sapinières et les hêtraies-sapinières.

Si les résultats portant sur la flore fongique ne permettent pas de tirer déjà des conclusions certaines, un approfondissement des connaissances concernant les espèces dominantes, la répartition des champignons dans les sous-stations, celle des types de mycorhizes qui pourront être reconnus, permettra de contribuer à l'explication des différences observées quant aux capacités de régénération.

III — LE SOL

Dans chacune des stations, un profil pédologique a été établi en conditions moyennes. Les observations morphologiques et les analyses physico-chimiques ont conduit aux conclusions suivantes :

Pour B, la grande richesse en cailloux dès 5 cm de profondeur (le 1/3 en poids), la faible épaisseur de l'horizon organique très humifère, les différents aspects des horizons profonds conduisent à interpréter le sol comme un **ranker colluvial** dont l'humus correspond à un moder très acide, la capacité d'échange cationique restant satisfaisante Sur des échantillons prélevés dans les mêmes conditions, les pH eau varient de 3,3 à 4,2, les pH KCl de 2,9 à 3,7, ils présentent donc une grande amplitude de variations, les pH les plus élevés correspondant à une zone de régénération où l'on trouve corrélativement les plus faibles valeurs en Al^{3+} échangeable.

TABLEAU V

Comparaison de la composition fongique des 2 sations suivant les groupes trophiques

	Espèces communes			Espèces différentielles		
	Saprophytes	Mycorhiziens	Mycorhiziens de l'épicéa	Saprophytes	Mycorhiziens	Mycorhiziens de l'épicéa
H	20	14	20	77	48	39
B				45	23	35

Dans le cas de H, la présence d'un horizon cendreux conduit à la classe des podzols, le manque de netteté de l'horizon spodique amenant à un sol podzolique, avec des traces d'hydromorphie dans les horizons profonds. L'horizon organique mal décomposé est épais avec un C/N supérieur à 25. Là encore, cet horizon présente des variations en épaisseur, sous les taches de *Luzula sylvatica*, il est nettement plus mince alors que l'horizon A2 disparaît pratiquement.

Ces deux types bien différents de profil correspondent bien aux deux types de pessière :

pessière à mélampyre - ranker colluvial à moder
pessière à homogyne - sol podzolique à mor

deux équilibres différents entre végétation et sol semblent être la règle entre ces peuplements d'altitude différente comme il a pu être constaté dans de nombreuses autres stations.

Dans les deux cas, le caractère sporadique ou rare des régénérations pourrait s'expliquer au niveau du sol par :

— la richesse en éléments grossiers et sableux en profondeur facilitant l'infiltration des eaux de précipitation pendant la saison de végétation ce qui provoque une dessiccation des horizons de surface où devraient germer les graines et se développer les jeunes plants alors que leur réhydratation serait rendue difficile par le taux élevé de matière organique.

— la présence en surface d'un horizon très humifère pouvant inhiber les premières phases de la croissance par la présence de substances phytotoxiques et provoquant la sélection des champignons mycorhiziens. Les concentrations en Al^{3+} sont trop faibles pour se révéler toxiques (MALKONEN-SPIEKER, 1985) mais pourraient contribuer à amoindrir suffisamment la vigueur des plantules et aussi les sensibiliser à l'action d'autres facteurs.

IV — LA RÉGÉNÉRATION

Sur chacune des deux surfaces inventoriées les jeunes individus ont été soigneusement recensés et classés suivant leur hauteur (fig. 4). Les deux stations présentent à cet égard de grandes différences :

● Dans la station H, les jeunes plants sont très rares, seuls 5 individus inférieurs à 1 m ont pu être dénombrés et 12 entre 1 et 10 m. Le renouvellement de la forêt est donc loin d'être assuré.

● Dans la station B, la situation semble moins catastrophique, les jeunes individus constituent deux taches de régénération (fig. 1) de composition différente : une tache située dans la partie orientale (0 - 15 m) couvrant une surface de 100 m^2 formée principalement de sujets de moins d'un mètre de hauteur et une tache située dans la portion W (70 - 90 m) sur une surface de 150 m^2 avec une majorité d'individus entre 1 et 5 m. En considérant que le quart de la superficie est occupé densément par des arbres dont l'âge est inférieur à 30 ans, on peut supposer que sur la surface restante, où les jeunes semis sont très sporadiques, une modification localisée des conditions permettra l'installation de la régénération et assurera ainsi le renouvellement de la forêt. Néanmoins sur cette surface, l'installation de jeunes épicéas paraît actuellement bloquée et si le forestier doit intervenir pour provoquer le rajeunissement, il lui faut lever les obstacles existant vraisemblablement à la surface du sol. La myrtille pourrait être d'ailleurs incriminée, car elle est absente ou très diffuse dans les taches de régénération.

Les souches ont souvent été citées comme emplacement privilégié pour l'installation des jeunes arbres (LACHAUSSÉE, 1947 ; DUCHAUFOUR, 1953 ; MOREAU et POLY, 1968 ; etc...). Cette possibilité vient d'être envisagée pour les pessières en Tarentaise (GENSAC, sous presse), les souches de B et de H ayant été inventoriées en détail ainsi que celles d'autres situations écologiques. Pour les 2 stations étudiées ici et en ne prenant en compte que les souches les plus anciennes, bien décomposées, seules 30 % d'entre elles (2 pour chaque station) servent de support à un épicéa d'une taille supérieure à 20 cm, cette régénération sur les souches paraît alors nettement insuffisante pour assurer un renouvellement

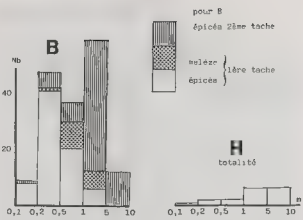


FIG. 4 — Nombre et hauteurs des regénérations et individus inférieurs à 10 m dans les 2 transects

Une autre situation est également citée comme favorable : le sol minéral brut résultant soit du déracinement d'un arbre (BROWN, 1977), soit de travaux supprimant végétation et horizons organiques du sol (PIUSSI, 1984, 1986). Dans les deux stations considérées, une telle possibilité a pu être favorisée par l'intense travail du sol effectué par les Rongeurs. Il faut également signaler une très vive colonisation par les jeunes plants d'épicéa sur les terrassements liés aux pistes de ski installées entre 1700 et 1900 m à proximité de la zone d'étude (GENSAC, sous presse), colonisation pouvant s'expliquer soit par l'absence de l'action phytotoxique au niveau des niveaux humiques de la forêt, soit par un effet d'ouverture de la forêt provoquant des modifications microclimatiques.

CONCLUSION

Les observations préliminaires précédentes portent sur des surfaces restreintes de la pessière à myrtille mais néanmoins dans des stations particulièrement représentatives. Elles permettent de dégager un certain nombre de faits essentiels concernant le renouvellement de ces forêts et dégageant de futures voies de recherches.

Pouvant être rassemblées sous la même dénomination en apparence précise de «pessière à myrtille» les deux stations décrites B et H possèdent des caractères différents récapitulés dans le tableau VI. Cela tient à des conditions climatiques générales différentes, et à une exploitation sylvicole en B alors que H n'a fait l'objet que de prélèvements anciens. Mais ces deux grands ensembles de causes paraissent insuffisants pour expliquer la totalité des différences. Un certain nombre de faits d'observation tendent à faire supposer que les deux stations se situent à des **phases différentes du cycle sylvogénétique** telles qu'elles sont décrites par H. MAYER (1976) pour

les forêts «naturelles», c'est-à-dire des forêts où l'intervention a toujours été très faible. B se situerait en **phase optimale** (fréquence du mélèze, grande dispersion des âges, hétérogénéité) alors que H présente des caractères de **phase terminale**, (forts diamètres, allongement du houppier et une grande homogénéité). A ces traits de la strate arborescente, il faudrait ajouter le degré de recouvrement et l'âge (diamètre des tiges et rhizomes) de la strate sous-arbustive, l'abondance des espèces de champignons saprophytes liée à l'abondante source de nourriture, l'accumulation de la matière organique fraîche et une évolution de la pédogenèse conduisant à la podzolisation en H. Les stades ontogénétiques sont différents . B correspond à une forêt mûre, H à une forêt vieillissante, où l'accumulation des obstacles à la régénération interdit tout renouvellement de la forêt. Au niveau altitudinal considéré, les conditions intrinsèques et extrinsèques du système pessière à myrtille conduiraient à une détérioration progressive de la capacité de régénération jusqu'à un arrêt complet amenant à moyen terme à une phase d'écroulement catastrophique.

Comment remédier à un tel état de choses ?

Des solutions pourraient être dégagées en se référant «aux règles du jeu déterminées par la Nature» (OTT, 1989) et en suivant les principes énoncés récemment par E. BISCHOFF (1987) et H. MAYER (1988).

Le renouvellement naturel de la forêt est obligatoirement un phénomène lent, il faut donc suivre impérativement le conseil très helvétique de J.B. BAVIER (1910) in BISCHOFF «Hâte toi lentement». Dans l'état actuel, une intervention progressive dans les cinquante prochaines années doit permettre un rétablissement dans une situation favorable. Il ne faut donc nen précipiter, établir d'abord scientifiquement un programme et le suivre.

Ce renouvellement paraît assuré naturellement dans les situations où la forêt manifeste un maximum d'hétérogénéité. Hétérogénéité de la structure et donc des âges, bien obligatoirement, mais aussi l'hétérogénéité des espèces arborescentes, donc dans le cas présent un mélange avec le mélèze «essence de lumière» ; il faut alors créer des ouvertures suffisantes pour favoriser l'installation de cet arbre. Hétérogénéité de la texture (répartition des peuplements) car, suivant les conditions stationnelles, les possibilités d'installation et de croissance des jeunes semis sont différentes. Il faut alors tenir compte du fait selon lequel les surfaces homogènes sont de plus en plus restreintes au fur et à mesure que l'on s'élève en altitude, surfaces homogènes correspondant actuellement à des phases différentes du cycle sylvogénétique (MAYER, 1976). Hétérogénéité du sous-bois où, en particulier, il est nécessaire que des places libres de myrtille existent (TREPP, 1961) alors que le dégagement lent effectué actuellement provoque, au contraire, une extension progressive de ce sous-arbrisseau. Hétérogénéité du support édaphique, les régéné-

TABLEAU VI

Comparaison des 2 stations

	B	H
Climat	Montagnard supérieur	Subalpin inférieur
Exploitation	Régulière (tous les 10 ans)	Sporadique (pas dans les 20 dernières années).
Arbres, diamètre et hauteur dominants.	Épars 35 cm 20 - 25 m	Denses 45 cm 20 - 25 m
Microclimat	Varié ± ensoleillé.	Uniforme et rigoureux.
Sous-arbustes (myrtille)	Tapis à larges ouvertures peu élevé et très actif.	Tapis uniforme élevé et sénescent.
Flore fongique	Peu d'espèces	Beaucoup de saprophytes et de mycorhiziens.
Sol	Ranker colluvial à humus mince et d'épaisseur irrégulière.	Sol podzolique à mor souvent épais
Régénération	Par tache	Absente
Phase sylvigénétique	Maturité	Sénilité

rations pouvant plus particulièrement s'observer sur deux types de substrat : sol minéral, souches et bois pourris. Cette nécessaire hétérogénité pourrait être obtenue par le passage à la phase d'écroulement du cycle sylvogénétique. MATHEY (1911) a depuis longtemps constaté que la régénération était «fougueuse et admirable» sur les emplacements de chablis et couloirs d'avalanches. Cette phase d'écroulement serait cependant catastrophique car elle affecterait de trop vastes surfaces. Il faudrait donc intervenir par petites touches en provoquant de mini-catastrophes susceptibles d'amener l'installation de jeunes plants, d'instaurer un mélange des essences, de créer de petits collectifs jouant un rôle stabilisateur, d'ouvrir le manteau de myrtille, de mélanger les horizons de surface et, par l'abandon de souches ou de troncs au sol, de laisser suffisamment de bois à pourrir sur place.

Ces différentes interventions doivent être guidées par des résultats obtenus lors d'expérimentations portant sur l'écophysiologie de la germination et des premiers stades de développement de l'épicéa, les stratégies de colonisation de la myrtille, l'évolution de la matière organique depuis la litière jusqu'à l'humus, le fonctionnement et l'évolution des mycorhizes et une possible activité allélopathique de produits issus de l'épicéa lui-même ou de la myrtille. L'équipe de pédologie biologique de Chambéry essaie de fournir actuellement des éléments de réponse à toutes ces questions aidée en cela par le Service départemental de l'Office National des Forêts ce qui permet des essais sur de plus grandes surfaces donc en se rapprochant des conditions d'application ultérieure.

BIBLIOGRAPHIE

AL ABRAS, K., 1985. — *Étude des types de mycorhizes de l'épicéa en fonction de l'âge*. Mem. DEA, Nancy I, 55 p.

BAVIER, J.B., 1910. — Forstliche Preisfrage : Welches sind die Ursachen des so häufigen Fehlens der natürlichen Verjungung in alten Fichtenbeständen hoher Lagen... ? Wie sind solche Bestände inskünftig zu behandeln ? *Schweiz. Zeitschr. Forstwes.*, 61, 5

BISCHOFF, N , 1987. — *Sylviculture en montagne. Guide pour la création et le traitement des forêts de montagne*. Edg Drucksachen und Materialzentrale Bern, 385 p

BON, M., 1980. — Clé monographique du genre *Lactarius*. *Doco mycol.*, 40, 85 p.

BON, M., 1984. — *Les Tricholomes de France et d'Europe*. LECHEVALLIER, Paris, 324 p.

BON, M., 1988. — Clé monographique des Russules d'Europe. *Doc. mycol.*, XVIII (70 - 71), 120 p.

BON, M. & GEHU, J.M., 1973. — Unités supérieures de végétation et récoltes mycologiques. *Doc. mycol.*, 6, 40 p.

BOULLARD, B., 1959. — Importance des mycorhizes pour la régénération de l'épicéa (*Picea excelsa* Link). *Soc Forest. Franche Comté et prov. de l'Est*, mars, 3-11.

BOULLARD, B., 1961. — Importance des mycorhizes pour la régénération de l'épicéa (*Picea excelsa* Link). *Soc. Forest Franche Comté et prov. de l'Est*, 31, 245-254.

BOULLARD, B., 1962. — Importance des mycorhizes pour la régénération de l'épicéa (*Picea excelsa* Link). *Soc. Forest. Franche Comté et prov. de l'Est*, 32, 481-487.

BOULLARD, B., 1986. — Cortinaires et mycorhizes. *Doc mycol.*, XVI (63-64), 41-53.

BREITENBACH, J. & KRAENSLIN Eds., 1981. — Les champignons de Suisse. Tome I. Les Ascomycètes. *MYCOLOGIA*, Lucerne, 310 p.

BROWN, J.L., 1977. — Étude de la perturbation des horizons du sol par un arbre qui se renverse et de son impact sur la pédogenèse. *Can. J. Soil. Sc.*, 57, 173-186.

BUJAKIEWICZ, A., 1982. — Macromycetes as an element of forest structure on the Babia Gora massif. *Struktur und dynamik von Wälder n. H. Dierschke Redac. J. Cramer FL 9490 Vaduz*. p. 645-657.

DIGHTON, J. & MASON, P.A., 1985. — Mycorhizal dynamics during forest tree development. In *Developmental biology of higher fungi*. Moore and al. Eds. Camb. Univ. Press, 118-139.

DIGHTON, J., 1987. — Ecology and management of ectomycorrhizal fungi in the U K. *7th NACOM Gainesville, Florida* May 1987.

DUCHAUFOUR, Ph., 1953. — Régénération de l'épicéa et pédologie. *Rev. forest. fr.* 4, 257-268.

EGON, O. Von., 1960. — Pilzokologische Untersuchungen in der subalpine Stufe (*Piceetum subalpinum* und *Rhodoreto-Vaccinietum*) der Ratschen Alpen. *Mémoire de l'inst. Suisse des Recherches Forestières*. 39 (1). 112 p. + 7 tableaux.

FAVRE, J., 1960. — Catalogue descriptif des champignons supérieurs de la zone subalpine du Parc National Suisse. *Résultats des rech. Sci. du Parc national suisse Soc. helv. des Sci. Nat.* Band VI (Neue Folge). 322-610

FLOWERS-ELLIS, J.G K., 1971. — Age structure and dynamics in stands of bilberry (*Vaccinum myrtillus* L.). *Dep. For. Ecol. Soils, R. Coll. Res.*, 9, 108 p.

FOGEL R., 1976. — Mycorrhizae and nutrient cycling in natural forest ecosystems. *New phytol.*, 86, 199-212.

FROIDEVAUX, L. et SCHWAERZEL, C., 1977. — Aspects qualitatifs et quantitatifs des champignons hypogés truffoïdes mycorhiziques en forêt. *Inst. Féd. Suisse de Rech. Forest.* Rapport n°180, 1-13.

GENSAC, P., 1967. — Les forêts d'épicéa de Tarentaise, recherche des différents types de pessière. *Rev. gen. bot.*, 74, 425-528.

GENSAC, P., 1989a. — Régénération en altitude de l'épicéa sur les souches. *Ann. des Sc forest.* (sous presse).

GENSAC, P., 1989b. — Régénération de l'épicéa sur les terrassements des pistes de ski. *Bull. Soc. Bot. Fr.* (sous presse).

HANDLEY, W.R.C., 1963. — Mycorrhizal association and *Calluna* heathland afforestation. *Bull. For. comm.*, 36, 70 p.

HARPER, J.L., 1977. — *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, 892 p.

JULICH, W., 1984. — Kleine Kryptogamenflora Band II b/1. Basidiomyceten I. Die Nichtblätterpilze, Gallerpilze und Bauchpilze. *Fischer Verlag. Berlin.* 626 p

KOWALSKI, S. 1982. — Role of mycorhiza and soil fungi in natural regeneration of fir (*Avnes alba* Mill.) in Polish Carpathians and Sudetes. *Eur. J. For. Path.*, 12, 107-112.

KUHNER, R., 1938. — Le genre *Mycena*. LECHEVALLIER, Paris, 710 p

LACHAUSSÉE, E., 1947. — La régénération de l'épicéa en haute montagne *Rev. eaux et for.*, 85.

LEIBUNDGUT, H., 1959. — Ueber Zweck und Methodik der Struktur und Zuwachsanalyse von Urwäldern. *Schweiz. Zitschr. f. Forstzw*, 110

LE TACON, F., 1978. — La mycorhization contrôlée et ses possibilités d'application. Les progrès réalisés aux États-Unis. *Rev. forest fr.*, 30, 5, 353-362

LE TACON, F., 1982. — Perspectives de la maîtrise de la mycorhization en sylviculture in *Les Mycorhizes : biologie et utilisation*, INRA, 273-285.

LE TACON, F., et coll., 1984. — Les symbiotes mycorhiziens de l'épicéa commun et du douglas dans le Limousin. *Rev. forest. fr.*, 36, 4, 325-338.

MAKKONEN-SPIEKER, K., 1985. — Auswirkungen des Alumniums auf jungen Fichten (*Picea ables* karst.) verschiedener Provenienzen. *Forstw. Cbl.*, 104, 341-353.

MASER, C. et TRAPPE, J.M., 1984. — The fallen tree — a source of diversity in New Forests for a Changing World. *Proc. Soc. of Amer. For Nath. Conf.*, 335-339

MATHEY, A., 1911. — Régénération de l'épicéa dans les forêts de hautes régions. *Bull. Soc. Forest. Fr. Comté*, p. 169

MAYER, H., 1976. — *Gebirgswaldbau-Schutzwaldflege Ein Waldbaulichen Beitrag zur Landschaftökologie und zum Umweltschutz* FISCHER, Stuttgart, 436 p.

MAYER, H., 1984. — *Wälder Europas*. FISCHER, Stuttgart, 691 p.

MAYER, H., 1988. — Integrale Schutzwaldpflege zur Katastrophenvorbeugung. In «Osttyroler Gebirgwaldbau Oesterr. Agrarverlage. Wien, 440-469

MOREAU, R. et POLY, J., 1967. — La régénération de l'épicéa dans les hautes chaînes du Jura. *C.R. Acad. Sc Paris*, 264, série D, 1789-1791.

MOSCYNSKA, B., 1983. — Some problems on ecology of *Vaccinium myrtillus* in pine forests communities. *Pol. ecol. Stud.*, 9, 4, 565-643.

MOSER, M., 1963. — Kleine Kryptogamenflora Band II a. Ascomyceten. *Fischer Verlag Berlin*, 147 p.

OTT, E., 1989. — Verjüngungsprobleme in hochstaudenreichen Gebirgsnadelwälder. Schweiz. Z. Forstwes , 140, 1, 23-42

PATERNOSTER, M., 1981. — *Colonisation par la végétation et pédogenèse initiale sur les moraines latérales historiques du grand glavier d'Aletsch.* Thèse spec., Nancy I, 101 p.

PIREN-CANTON D'AIME, 1983. —L'amenagement de la haute montagne et ses conséquences sur l'environnement Le canton d'Aime (Savoie). Rapport PIREN-CNRS. 357 p.

PIUSSI, P., 1984 — La rinnovazione naturale da seme in foresta, con particolare referimento ad alcuni tipi di bosco italiani. *Giorn Bot. ital.*, 118, 2, 119-142.

PIUSSI, P., 1986. — La rinnovazione della pecceta subalpina. *La scienze*, 215, 58-67.

POULOUX, B., 1979. — *La flore fongique (Macromycètes) de quelques groupements forestiers de la région de Treignac.* Université de Limoges. Doctorat de Pharmacie. 113 p.

READ, D J., 1986. — Non-nutritional effects of mycorrhizal affection in *Mycorrhizae : Physiology und genetics.* INRA Paris, 169-176.

SCHMIDT, L., 1977. — Phytomassevorrat und Nettoprimärproduktivität alpinen Zwergstrauchbestande. *Oecol. Plant.*, 12, 2, 195-213.

SPINNER, S., and HASELWANDTER, K., 1985. — Proteins as nitrogen sources for *Hymenoscyphus (= Pezizella) ericae.* In *MOLINA R. ed. Proc. of the 6th NACOM. Forest research laboratory. Cory. Or. U.S.A*

STONE, E.L. 1960. — Some effects of Mycorrhizae on the phosphorus nutrition of Monterey Pine seedlings. Soil. Sc Soc. Proc., 14, 340-345

TARTARAT, A., 1988. — *Flore analytique des cormaires*. Féd. myc. Dauph. Sav., 320 p

THOEN, D., 1980. — Contribution à l'inventaire des mycocénoses des pessières naturelles des Vosges (France). *Bull. Soc. Lin Lyon*, 6, 380-391.

TRAPPE, J.M., 1962. — Fungus associates ectotrophic mycorrhizae. *Bot. rev.*, 28, 508.

TRAPPE, J.M. et VOGEL, R D., 1977. — Ecosystematic functions of mycorhizae.*In the belowground ecosystem : etc.* USDA Fort Collins. Col. State Univ. Range Sci. Dep. Ser., n°26, 205-214.

TREPP, W., 1961. — Die Plenterform des Heidelbeer — Fichtenwaldes der Alpen (*Piceetum subalpinum myrtilletosum*). *Schweiz Zischr. f. Forisw* , 112, 5/6, 337-350.

RÉSUMÉS DE THÈSES

Marc THERY. — **Écologie et comportement des oiseaux Pipridae en Guyane française : leks, frugivorie et dissémination des graines**. Thèse de Doctorat de l'Université PARIS 6 (spécialité Ecologie) soutenue le 23 janvier 1990 au Muséum National d'Histoire Naturelle. JURY : R. BARBAULT *président*, J. BLONDEL et A. GAUTIER-HION *rapporteurs*, F. BOURLIÈRE, P. CHARLES-DOMINIQUE, C. ÉRARD, H. PUIG ; 225 pages, 10 tableaux, 36 figures, 6 planches, 2 annexes, 255 références bibliographiques. Laboratoire d'Écologie Générale, 4 avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy (France).

Cette étude est le résultat de 23 mois de recherches sur le terrain en Guyane française, au cours d'un cycle annuel (1985) et de 2 saisons de reproduction des Pipridae (février -juillet 1986, février - juillet 1987). Les Pipridae sont de petits passereaux frugivores des néotropiques connus pour les couleurs corporelles vives des mâles et les parades nuptiales qu'ils exécutent dans le cadre d'une structure sociale de «lek» . ils se réunissent sur les sites de parade nuptiale, les «arènes», où ils sont visités par les femelles qui s'accoupient puis s'occupent seules de la nidification et de l'élevage des jeunes. Les résultats obtenus ont permis : 1) de mesurer l'importance de la dissémination des graines d'espèces végétales héliophiles par les Pipridae ; 2) de tester les modèles d'évolution des leks de BRADBURY & GIBSON (1983, «hotspot model») et de BEEHLER & FOSTER (1988, «hotshot model»), essentiellement grâce à l'utilisation d'émetteurs radio miniatures ; 3) de mesurer l'étendue des adaptations écomorphologiques des Pipridae mâles et femelles (forme de l'aile et coloration du plumage).

Le premier chapitre analyse les résultats concernant la morphologie alaire, la coloration des plumes, l'abondance relative des espèces, la structure des populations, les périodes de reproduction et les structures sociales rencontrées chez les 7 espèces de Pipridae sympatriques en forêt guyanaise.

Les Pipridae se reproduisent pendant la période de pluviométrie maximale. *Pipra pipra* et *P. erythrocephala* sont des espèces particulièrement fréquentes dans les captures en sous-bois, alors que *P. serena, M. manacus* et *C. gutturalis* sont relativement plus rares ; *Tyranneutes virescens*, qui cucule rarement en sous-bois est pratiquement absente des captures. Le sex ratio est équilibré chez *P. pipra*, mais la population étudiée est constituée de 3 fois plus de mâles immatures que de mâles adultes. Des 6 espèces qui forment des leks, 5 sont dimorphiques et de petite taille corporelle : *Pipra pipra, Pipra erythrocephala, Pipra serena, Manacus manacus, Corapipo gutturalis*. Une espèce de petite taille n'est pas dimorphique et forme des leks : *Tyranneutes virescens*. Une espèce de plus grande taille n'est pas dimorphique et ne forme pas de leks : *Schiffornis turdinus*. L'analyse en Composantes Principales (ACP) de la forme de l'aile permet de mettre en évidence un dimorphisme sexuel marqué chez *Manacus manacus, Corapipo gutturalis, Pipra erythrocephala, P. pipra* et *P. serena* : les mâles adultes ont une forme d'aile très particulière, alors que les femelles occupent une position relativement centrale par rapport aux mâles. Par contre, *Schiffornis turdinus* est orientée vers une taille corporelle élevée plutôt que vers une quelconque spécialisation de la forme de l'aile des mâles ou des femelles. L'étude de la forme des plumes en microscopie électronique montre que, parmi les mâles des 5 espèces dimorphiques, *M. manacus* et *P. pipra* sont uniquement colorés par pigmentation des plumes, *C. guturalis* et *P. erythrocephala* sont colorés par pigmentation et interférence, et *P. serena* est vivement coloré par pigmentation, interférence et diffraction du rayonnement incident. Les femelles des 7 espèces présentent toutes un plumage verdâtre d'origine pigmentaire (THERY, 1990b).

Les résultats obtenus permettent d'émettre certaines hypothèses concernant les caractéristiques éco-éthologiques et la position taxinomique des oiseaux étudiés : la situation des couleurs sur le corps des oiseaux et les mécanismes mis en jeu dans la coloration des plumes pourraient être liés à leurs situations écologiques et aux conditions d'éclairement de leurs sites de parade ; les capacités voilures des mâles de chaque espèce pourraient avoir évolué en rapport avec les différents mouvements de parade nuptiale. Les espèces dimorphiques effectuent des parades nuptiales complexes, alors que les espèces non dimorphiques n'effectuent que des parades simples (*Tyranneutes virescens*) ou ne se reproduisent pas par leks (*Schiffornis turdinus*). L'appartenance familiale de *S. turdinus* et *T. virescens* est discutée dans l'éventualité d'une construction monophylétique de la famille des Pipridae

La seconde partie présente les modalités de l'utilisation de l'espace par les Pipridae : 255 individus ont été marqués par baguages colorés ; l'activité et les déplacements ont été étudiés pendant la période de reproduction (25 individus suivis par radio pendant 7 à 15 jours) et la période de nomadisme et de mue (3 individus suivis pendant 3 à 5 jours). La taille relative des domaines vitaux des mâles et des femelles est présentée pour 6 des 7 espèces sympatriques.

Pendant la saison de reproduction, les mâles adultes des espèces à leks passent plus de 80 % du temps sur les arènes et n'effectuent que de courts déplacements pour s'alimenter ; leurs domaines vitaux sont de taille réduite (2 à 3 ha). Les domaines vitaux des femelles adultes sont 4 à 7 fois plus étendus que ceux des mâles adultes (9 à 14 ha), en rapport avec la visite de plusieurs arènes et sites de fructification, ainsi qu'avec la recherche des insectes qui se fait sur une grande surface ; les femelles passent 75 % du temps dans 30 % de leur domaine vital, s'alimentent près des arènes puis visitent les mâles adultes sur leurs sites de parade. Leurs domaines vitaux se recouvrent sur environ 70 % de leur surface et sont environ 3 fois moins étendus lorsqu'elles sont accompagnées d'un jeune. Les mâles immatures fréquentent

des domaines 7 à 10 fois plus étendus que ceux des mâles adultes (20 à 24 ha), et tentent de se fixer à une arène. Par contre, chez *S. turdinus*, les mâles et les femelles ont des domaines vitaux de taille équivalente (15 à 20 ha), et se déplacent constamment à la recherche de leur alimentation. En dehors de la reproduction, les domaines vitaux des mâles et des femelles sont très étendus (30 à 32 ha en 3 à 5 jours) ; les oiseaux sont rarement observés dans le sous-bois et s'alimentent de fruits produits par des grands arbres de la voûte forestière.

Le troisième chapitre analyse la répartition spatio-temporelle des ressources en fruits, les régimes alimentaires, les comportements d'alimentation, les modalités de l'exploitation des espèces végétales par les oiseaux, la durée du transit digestif et les particularités de la dissémination des graines.

Les Pipridae à leks ont des régimes alimentaires très similaires (60 à 90 % de recouvrement), essentiellement constitués de fruits pulpeux de plantes héliophiles, et complétés de proies animales (427 fèces analysés) ; ils sont spécialisés sur l'exploitation des fruits de Melastomataceae (20 spp. fructifiant dans les ouvertures naturelles ou artificielles) et de Rubiaceae du genre *Psychotria* (22 spp. fructifiant près des cours d'eau). Les femelles sont plus insectivores et consomment plus de fruits de Rubiaceae que les mâles. La période de reproduction coïncide avec la fructification simultanée d'un grand nombre de Melastomataceae et de Rubiaceae à proximité des zones principales d'activité, alors que ces plantes fructifient en moins grand nombre et de manière plus dispersée en dehors de la période de reproduction. L'activité des Pipridae, mesurée par le taux de capture en sous-bois, est significativement corrélée au nombre d'espèces végétales fructifiant simultanément. Les Pipridae sont très sélectifs dans le choix des fruits mûrs qu'ils prélèvent, comme les insectes, au vol. Les phases d'alimentation sont de courte durée (4,3 mn en moyenne) et typiques du «trap-lining». Les Pipridae sont les consommateurs principaux des plantes Melastomataceae et Rubiaceae du genre *Psychotria* : ils consomment plus de 65 % des fruits consommés chaque jour par les vertébrés frugivores sur ces arbres en fruits. Ils se trouvent en compétition directe avec des oiseaux de plus grande taille corporelle : la grive *Turdus albicollis* (13 % des fruits consommés) et les Thraupidae *Tachyphonus surinamus* et *Ramphocelus carbo* (8 % des fruits). Les graines sont préférentiellement déféquées à partir d'un perchoir situé en lisière des zones secondarisées (chablis, bord de piste) ou au bord des cours d'eau. La durée des phases d'alimentation étant inférieure à la durée du transit digestif, les graines sont éloignées des arbres en fruits ; elles sont disséminées dans des sites qui reçoivent près de 80 % de l'énergie lumineuse du plein découvert, et sont donc favorables à la germination des graines. La dissémination homogène des graines résulte de l'action combinée 1) du dimorphisme sexuel de l'activité et caractérise le système de lek, 2) des déplacements différentiels de 7 espèces sympatriques séparées par leurs niches écologiques et la taille de leurs domaines vitaux, et 3) des différences d'activité liées à la répartition spatiale des ressources en fruits au cours d'un cycle annuel.

La dernière partie traite des comportements liés à la reproduction, et plus précisément de la structure sociale de lek. La localisation des arènes, des nids et des sites de baignade est présentée, ainsi que les exigences structurales liées aux parades nuptiales. L'influence de la lumière sur la localisation des mâles adultes a été particulièrement étudiée. Les comportements de parade nuptiale et les différents types de regroupements sont décrits chez les 6 espèces qui forment des leks

L'arène des Pipridae est toujours liée à un microhabitat particulier, en partie déterminé par l'ouverture du milieu, la disponibilité en perchoirs spécifiques où se réalise l'accouplement, et la situation relative des zones d'alimentation et de cours d'eau. Les espèces à leks recherchent les zones les plus éclairées pour leurs parades, et la localisation des mâles dépend de cet éclairement. Chez *M. manucus, P. erythrocephala* et *C. gutturalis*, les sites de parade nuptiale reçoivent, aux heures fixes d'utilisation, un éclairement 3 à 5 fois plus important que leur environnement immédiat (THERY 1987, 1990 b). Cet éclairement particulier est fixe dans l'espace et stable dans le temps (mesures de 3 années successives sur les mêmes sites). L'éclairement conditionne la localisation des mâles dans l'écosystème, et peut servir de critère dans le choix d'un partenaire sexuel par la femelle. Les mâles présentent différents types de regroupements : les leks «classiques» où les mâles sont densément groupés à portée visuelle et auditive les uns des autres, les leks «éclatés» où les mâles sont seulement groupés à portée auditive les uns des autres. L'existence d'une variation géographique du comportement de parade et du type de lek est mise en évidence chez *Pipra serena* ; l'intégralité du comportement de parade est décrite, ainsi que l'existence d'un lek «double» : le groupe de mâles se déplace chaque jour d'un premier site utilisé uniquement le matin, vers un second site mieux éclairé au cours de l'après-midi («double-sport de lek», THERY 1990 a). Chez *Corapipo gutturalis*, la variation du comportement sexuel est décrite en fonction du contexte dans lequel il s'exprime, ainsi que l'intégralité du schéma comportemental aboutissant à l'accouplement (THERY 1990 a).

Les types de leks et les parades nuptiales observés sont discutés et comparés aux résultats obtenus par d'autres auteurs. L'existence des différents types de regroupement ne peut être expliquée par la nature ou la densité de la végétation dans le milieu de parade. Aucune relation particulière n'est mise en évidence entre les types de leks et les modes de parade : les comportements de parade sont très similaires chez les espèces étudiées, que les leks soient «classiques», «éclatés» ou «doubles». Les parades nuptiales sont l'expression d'un schéma comportemental commun à l'ensemble de la famille, adapté aux particularités de la niche écologique propre à chaque espèce.

Dans la discussion finale, les principaux résultats sont comparés aux connaissances actuelles, puis replacés dans les contextes théoriques et évolutifs. L'apport de cette thèse repose sur trois points essentiels :

— *le mutualisme Pipridae/Melastomaceae - Rubiaceae* Les Pipridae dépendent des fruits de Melastomataceae et de Rubiaceae du genre *Psychotria* pour se reproduire ; ces plantes héliophiles dépendent de l'activité des Pipridae pour être disséminées efficacement. La répartition spatio-temporelle des fruits, leur coloration à maturité, leur disposition sur les plantes et les exigences pour la germination des graines coïncident précisément avec la petite taille corporelle, la faible charge alaire, le comportement alimentaire très sélectif et les particularités de dissémination des graines par les oiseaux. Les relations de mutualisme quasi-exclusives mises en évidence sont interprétées comme résultant d'un phénomène de «coévolution diffuse», sous-entendant que les vertébrés, à évolution relativement rapide, ont été impliqués dans un processus plus ancien dans lequel les plantes ont agit comme porteuses de l'information à travers les temps géologiques.

— *l'évolution du regroupement des mâles sur les arènes*. La dispersion des mâles est largement dépendante de l'espacement des sites de parade, en partie déterminée par l'éclairement de ces sites au cours de créneaux horaires particuliers (THERY 1987, 1990 b). La lumière détermine également le type de lek rencontré chez les différentes espèces, et permet d'expliquer l'existence du lek «double» de *Pipra serena* (THERY 1990a). Le suivi radio, l'étude des captures-recaptures et l'observation des marquages colorés ont permis de

mettre en évidence une corrélation positive entre la taille des domaines vitaux des femelles et l'intensité du regroupement des mâles : les mâles les plus groupés (leks «classiques») sont visités par les femelles ayant les plus grands domaines vitaux ; ils paradent sur les arènes très éloignées les unes des autres. Par contre, les mâles formant des leks «éclatés» sont visités par les femelles ayant les plus petits domaines vitaux, et paradent sur des arènes relativement proches les unes des autres. L'intensité du regroupement des mâles représente un état d'équilibre entre leur tendance à la dispersion et l'avantage des femelles à leur regroupement. Le dimorphisme sexuel de la taille des domaines vitaux, l'influence de la lumière sur les parades des mâles, la corrélation entre la taille des domaines vitaux des femelles et l'intensité du regroupement des mâles, la visite régulière de plusieurs arènes par les femelles ayant l'accouplement, et la localisation des arènes à proximité des principales zones d'alimentation des femelles, sont autant d'éléments qui confirment le modèle sociologique d'évolution des leks par «hotspots» (BRADBURY & GIBSON 1983, BRADBURY *et al.* 1986). L'existence du lek «double» de *Pipra serena* correspond également à ce modèle d'évolution, car il suggère que les mâles initialisent le processus de regroupement et se déplacent afin de rencontrer autant de femelles que possible (THERY 1990a). A l'échelle évolutive, les parades coopératives et les caractères épigamiques censés faciliter le choix du partenaire sexuel de la femelle se seraient intensifiés sous les effets de la sélection sexuelle, aboutissant au modèle de fonctionnement par «hotspots» décrit par BEEHLER & FOSTER (1988).

— *les adaptations écomorphologiques des Pipridae.* La forme de l'aile spécialisée et le plumage brillant des mâles sont les résultantes d'une adaptation à la réalisation des parades nuptiales à l'intérieur de niches écologiques très spécifiques, alors que la morphologie des femelles serait plutôt liée à la nidification et à l'élevage des jeunes, ainsi qu'à l'utilisation de niches écologiques plus larges que celles des mâles. Le dimorphisme sexuel qui caractérise les espèces à leks peut être considéré comme l'expression morphologique de la sélection sexuelle (DARWIN 1871), et des pressions de sélection structurales et mécaniques auxquelles l'oiseau est soumis par sa mobilité (ERARD 1987). Les deux espèces non dimorphiques ne forment pas de leks (*Schiffornis turdinus*) ou diffèrent du schéma comportemental commun à l'ensemble de la famille des Pipridae (*Tyranneutes virescens*). Nos résultats coïncident donc avec ceux d'autres auteurs (p.e. SIBLEY *et al* 1988), qui recommandent de placer les genres *Tyranneutes* et *Schiffornis* dans un autre groupe taxinomique que celui des Pipridae «typiques».

Références

BEEHLER, B M., FOSTER, M S., 1988. — *Amer. Nat*, 131 : 203-219

BRADBURY, J., GIBSON, R M , 1983. — *Mate choice*, pp. 109-130. Cambridge Univ. Press

BRADBURY, J., GIBSON, R M., TSAI, I M., 1986 — *Anim. Behav.*, 34 1694-1709

DARWIN, Ch — *The descent of Man*

ERARD, C., 1987. — *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 138 : 1-256

SIBLEY, C G , AHLQUIST, J E., MONROE, J.R., 1988. *Auk*, 105 , 409-423.

THERY, M , 1987. — *C.R Ac Sc* , Paris, 304 : 19-24

THERY, M , 1990a. — *Wilson Bull* , 102 , 123-130

THERY, M., 1990b. — *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 45 : 215-236.

Jean-François DAVID. — **Les peuplements de Diplopodes d'un massif forestier tempéré sur sols acides (composition et structure : habitat des espèces ; position fonctionnelle dans les humus).** Thèse d'État soutenue le 11 octobre 1988 au Museum national d'Histoire naturelle et à l'Université de Paris 6, 225 p. — JURY : R. BARBAULT, B. EL KAÏM, J LEVIEUX, J.F. PONGE, J.M. THIBAUD, G. VANNIER.

LES PROBLÈMES POSÉS

L'écologie des Diplopodes en forêt d'Orléans — mosaïque de stations différemment boisées — est d'abord abordée dans les termes suivants :

1. Les peuplements de Diplopodes sont-ils à peu près les mêmes sur toutes les stations, ou bien des différences remarquables se manifestent-elles dans leur composition spécifique et leur structure d'abondance ?

2. Si les peuplements diffèrent d'une station à l'autre, à quoi sont liées ces différences ? Parmi les gradients identifiables sur un ensemble de stations, quels sont ceux qui rendent le mieux compte de la répartition des populations ?

Cette problématique cherche à préciser les principales dimensions de l'habitat des espèces, dans un secteur limité présentant des conditions climatiques et géologiques déterminées. Elle se déroule en trois temps :

— la description détaillée de douze stations forestières de 400 m² (Chapitre 1) ;

— l'échantillonnage au niveau spécifique des peuplements de Diplopodes correspondants (Chapitres 2 et 3) ;

— l'analyse de l'habitat des espèces (Chapitre 4).

L'autre problématique abordée concerne le rôle des Diplopodes dans l'écosystème, là où ils sont abondants. Les résultats des recherches sur le régime alimentaire des espèces et sur l'estimation quantitative de leur consommation sont exposés au chapitre 5

Mais la question du rôle des Diplopodes dans le système sol-humus ne peut être vraiment résolue qu'en passant à un niveau d'intégration plus élevé, en tenant compte d'autres peuplements auxquels ils sont associés fonctionnellement, tels que les Lombricides. A ce stade, il n'est plus possible de raisonner sur un grand nombre de stations, et les recherches se focalisent sur un cas particulier. Le sol d'une des douze stations, avec un humus de type *mull* et une biomasse de Diplopodes relativement importante, a été retenu pour tenter de comprendre par quels organismes transite la matière organique, et raisonner sur l'organisation trophique du système. Ces questions ne trouvent pas leur réponse dans le cadre de cette thèse ; il s'agit plus modestement de dégager des hypothèses pour de futures recherches.

L'HABITAT DES DIPLOPODES EN FORÊT D'ORLÉANS

Le plan d'échantillonnage retenu fournit des données obtenues simultanément sur toutes les stations, dans la période qui va d'octobre 1985 à mai 1987. Ainsi, les résultats portant sur l'abondance de quatorze espèces de Diplopodes, en effectifs et en biomasses, peuvent être analysés indépendamment de tout gradient temporel, susceptible d'induire des différences qui ne soient pas d'origine stationnelle (variations saisonnières ou inter-annuelles).

La structure d'abondance des peuplements de Diplopodes, tels qu'ils existent ponctuellement sur les stations, est souvent très différente du profil moyen à l'échelle du massif forestier. Celui-ci, dont les principales composantes sont *Polyzonium*

germanicum (67 % des effectifs), *Glomeris marginata* (7 %), *Polydesmus angustus* (5 %), *Cylindroiulus nitidus* (4 %) et *Leptoiulus bruyanti* (4 %), n'a en fait aucune existence réelle, et prsque tous les peuplements s'en écartent de manière importante, tantôt au profit d'une espèce, tantôt au profit d'une autre. L'analyse des données cherche à mettre ces différences en relation avec les descripteurs stationnels.

Une application de l'analyse factorielle des correspondances permet d'identifier trois axes principaux, en relation avec (1) la texture du sol superficiel, (2) l'acidité de l'humus et (3) le degré d'hydromorphie lié à l'ouverture de la station. Les espèces les plus caractéristiques sont mises en évidence par l'AFC — ce qui prend tout son intérêt quand il s'agit aussi d'espèces dominantes, dont l'abondance élevée sur telle ou telle catégorie de stations indique qu'elles y trouvent des conditions favorables à leur développement et à la réalisation de leur niche. Il existe en forêt d'Orléans :

— des peuplements de Diplopodes typiques des stations très sableuses, à humus acide et sans Molinie ; l'espèce la plus caractéristique en est *L. bruyanti* ;

— des peuplements de Diplopodes typiques des stations à humus peu acide et peu épais (*mull*), plutôt argilo-limoneuses et sans Molinie ; l'espèce la plus caractéristique en est *C. nitidus* ;

— des peuplements de Diplopodes typiques des stations à Molinie (à la fois ouvertes et hydromorphes), à texture et à acidité variables, avec l'espèce *P. germanicum* en abondance ; le recouvrement maximum de la Molinie est néanmoins atteint en situation acide, avec des peuplements de Diplopodes où le couple *Ommatoiulus sabulosus - P. germanicum* est caractéristique.

Un autre type de station, représenté à un seul exemplaire dans l'échantillon, très argileuse, à humus acide et sans Molinie, est caractérisé par l'abondance de *Chamaesoma brolemanni*.

Le traitement des données est complété par une étude des corrélations entre les descripteurs stationnels et l'abondance absolue des espèces, ce qui permet d'appréhender les principales dimensions de l'habitat des espèces les moins caractéristiques (e.g. *G. marginata, C. londinensis, P. angustus*).

POSITION FONCTIONNELLE DES DIPLOPODES DANS LES HUMUS FORESTIERS

Après un rappel et quelques compléments sur la nature du régime alimentaire des Diplopodes, la structure trophique de chaque peuplement de la forêt d'Orléans est caractérisée et comparée au type d'humus : une relation hautement significative apparaît alors entre l'abondance des Diplopodes consommateurs de litière et la qualité de l'humus.

Les résultats de mesures expérimentales de consommation de litière par les Diplopodes d'une station à *mull* sont ensuite exposés, pour tenter de répondre à la question suivante : la relation entre la qualité de l'humus et l'abondance de certains Diplopodes peut-elle être conçue comme secondaire, ceux-ci bénéficiant de conditions stationnelles dont ils ne sont nullement responsables, ou bien traduit-elle un impact réel de ces animaux sur le type d'humus ? Si la quantité de litière qu'ils consomment est très importante, il sera légitime de supposer que les Diplopodes jouent un rôle majeur dans son recyclage ; si, au contraire, elle est très faible, ils pourront être éventuellement considérés comme un groupe marginal dans l'écosystème.

L'évaluation de la consommation de litière présentée dans ce travail repose sur plusieurs extrapolations :

— Les mesures ne sont effectuées que sur une seule espèce, *C. nitidus*. Ce choix s'est imposé, d'abord parce qu'elle représente 51 % des effectifs et 50 % de la biomasse de Diplopodes sur la station étudiée, ensuite parce qu'elle est la plus caractéristique des humus de type *mull*. L'extrapolation aux autres espèces consommatrices de litière pourra être ultérieurement corrigée à la lumière de données complémentaires

— Les mesures ne sont effectuées que sur des individus adultes. Là aussi l'extrapolation aux autres stades de développement pourra être ultérieurement corrigée.

En revanche, les mesures effectuées sur les *C. nitidus* adultes fournissent une évaluation aussi fiable que possible pour cette fraction du peuplement, car elles intègrent les variations saisonnières de consommation, en tenant compte des principales périodicités du cycle annuel : température, photopériode, degré de décomposition des feuilles, événements du cycle biologique des animaux.

L'étude quantitative a lieu en deux temps :

— Tout d'abord, le comportement alimentaire des animaux vis-à-vis de différentes catégories de feuilles mortes est examiné.

— Ensuite, les mesures de consommation sont effectuées sur le matériel foliaire sélectionné à l'étape précédente.

La consommation de litière par le peuplement de Diplopodes est estimée à 24 g (masse sèche)/m²/an, soit 7 % des retombées annuelles de litière. Il est clair que même dans ce *mull* choisi pour l'importance de son peuplement de Diplopodes, la valeur trouvée n'est pas suffisamment élevée pour que ces animaux influencent à eux-seuls, et de façon décisive, les processus de décomposition de la litière. Non seulement il est impossible de les considérer comme agents directs de la formation du *mull* — car ils ne participent pas dans des proportions importantes à la formation d'agrégats organo-minéraux —, mais encore ils ne jouent pas un rôle dominant dans la simple comminution de la litière. En fait, les Diplopodes ne constituent qu'une partie de la macrofaune épigée, très diversifiée dans les *mull*, (Isopodes, Gastéropodes, larves de Trichoptères, certains Lombricidés comme *Lumbricus rubellus*, etc.).

Il ne fait guère de doute que, sur la station étudiée, le *mull* résulte de l'activité des Lombricides endogés (*Nicodrilus caliginosus, Allolobophora chlorotica, Octolasion cyaneum*) qui, à raison de 12 g/m², sont capables de brasser une grande partie du sol superficiel chaque année. C'est donc à partir de ce groupe zoologique dominant qu'il s'agit d'étudier le fonctionnement du système, de suivre les voies par lesquelles transite la matière organique fraîche. Dans l'hypothèse où la faune épigée servirait d'intermédiaire entre la litière et les vers endogés à activité plus profonde, les Diplopodes constitueraient un excellent matériel pour l'étude de ces interactions.

Emmanuel CASTELLA. — **Apport des macroinvertébrés aquatiques au diagnostic écologique des écosystèmes abandonnés par les fleuves. Recherches méthodiques sur le Haut-Rhône français.** Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard - Lyon I. Travaux de l'Equipe «Ecologie et Dynamique des Populations» U.A. CNRS 367. Ecologie des Eaux Douces. Institut d'Analyse des Systèmes Biologiques et Socio-Economiques.

Ce travail se réfère :

— aux études des écosystèmes fluviaux intégrant la dimension transversale de l'hydrosystème,

— à la bioévaluation des écosystèmes et des écocomplexes (problématique des indicateurs biologiques et des descripteurs de fonctionnement).

L'étude s'insère dans le cadre des recherches interdisciplinaires menées sur le Haut-Rhône français. Elle est consacrée à la mise au point d'une méthode d'évaluation des écosystèmes aquatiques abandonnés par les fleuves, utilisant six groupes d'invertébrés aquatiques (Mollusques, Crustacés Amphipodes et Isopodes, Ephéméroptères, Odonates, Coléoptères, Trichoptères). L'étude est basée sur une comparaison des écosystèmes en mode synchronique. Son cadre géographique est constitué par deux secteurs de la plaine alluviale du Haut-Rhône (Jons, Brégnier-Cordon) et par le bas cours de la rivière Ain, trois sites riches en formes fluviales abandonnées

Un premier chapitre situe l'étude par rapport aux travaux menés sur la plaine alluviale des grands fleuves et par rapport aux développements récents en matière de bioévaluation des écosystèmes.

Le second chapitre est une recherche sur l'outil de prélèvement faunistique comparant les substrats artificiels et l'épuisette ; ce dernier dispositif apparaît préférable par sa commodité de mise en oeuvre et la perception directe de la faune en place.

Le troisième chapitre est consacré à la mise au point d'une stratégie d'échantillonnage adaptée aux biotopes prospectés et à la perspective d'une étude extensive. Cette stratégie est fondée sur deux principes :

— la partition des anciens chenaux en zones de végétation st un moyen optimal de stratifier l'échantillonnage de la faune ; en effet, la végétation intègre les paramètres mésologiques déterminants et est corrélée dans une bonne mesure à la répartition des invertébrés ;

— des prélèvements formés par la réunion de trois échantillons élémentaires répartis en transect perpendiculairement au chenal, intègrent les principales différences de microhabitats (rives/chenal), sont aisément reproductibles et permettent de comparer les anciens chenaux tout en tenant compte de leur hétérogénéité longitudinale.

Le quatrième chapitre propose l'application de cette stratégie au diagnostic écologique de seize anciens chenaux dans deux secteurs. Le diagnostic recouvre une typologie faunistique des écosystèmes et la traduction des informations transmises par la faune à propos de leur fonctionnement et de leur évolution. L'accent est mis sur la comparaison du pouvoir descripteur de chaque groupe taxonomique et sur le test du diagnostic par confrontation avec des informations issues d'autres descripteurs (chimie des eaux, charge organique des sédiments, végétation aquatique). L'analyse des données conduit à la définition de «groupements descripteurs» qui sont des unités faunistiques comprenant plusieurs espèces, permettant des comparaisons entre écosystèmes et qui transmettent des informations sur le fonctionnement et leurs potentialités évolutives.

Le cinquième chapitre synthétise les principales options et contraintes de la méthode. L'utilisation de trois groupes taxonomiques, parmi lesquels le choix des Coléoptères s'impose de façon prioritaire, est une option minimale et suffisante pour fonder un diagnostic écologique. La pertinence des groupements descripteurs et le lien entre leur répartition et les caractéristiques géomorphologiques et hydrologiques, à l'échelle des secteurs de la plaine alluviale, permettent d'envisager des perspectives de développement : par l'extension de la démarche comparative à d'autres systèmes fluviaux et par le suivi diachronique de l'évolution en temps réel des écosystèmes.

Pierre MARMONIER. — **Biocénoses interstitielles et circulation des eaux dans le sous-écoulement d'un chenal aménagé du Haut-Rhône français.** — Thèse présentée le 26 novembre 1988 devant l'Université Claude Bernard - Lyon I, pour l'obtention du Diplôme de Doctorat. — JURY : E. ANGELIER, D.L. DANIELOPOL, R. GINET, J.L. REYGROBELLET, A.L. ROUX.

L'hétérogénéité spatiale de la faune dans le sous-écoulement des cours d'eau a souvent été expliquée par des discontinuités de caractéristiques mésologiques, telles que la distribution irrégulière de la matière organique, de l'oxygène, de la taille des sédiments... Le but de ce travail a été de rechercher un facteur synthétique pouvant expliquer cette hétérogénéité de la faune interstitielle dans un chenal aménagé du Rhône.

La zone d'étude se situe à l'amont du Canal de Miribel (à une vingtaine de kilomètres en amont de Lyon). Ce bras du Rhône a été court-circuité en 1938 par un barrage qui détourne la plus grande partie des eaux du fleuve vers une usine hydroélectrique. L'hydrologie du canal de Miribel est donc profondément modifiée : la plus grande partie de l'année, seul un débit réservé de 30 m^3/s est déversé dans le canal ; en revanche, durant les périodes de hautes eaux, les débits peuvent augmenter rapidement, le canal de Miribel jouant alors un rôle d'exutoire pour les crues.

Dans la **première partie** de ce travail, une **stratégie d'échantillonnage** optimale pour l'étude de cette hétérogénéité spatiale de la faune est proposée.

Dans la **seconde partie**, la chimie des eaux interstitielles, les caractéristiques des sédiments (granulométrie, concentration en matière organique) ainsi que la distribution de la faune interstitielle sont étudiées, dans trois bancs de graviers, à 50 cm de profondeur sous le niveau piezométrique. Le facteur synthétique qui explique l'hétérogénéité de cette faune interstitielle est, pour le secteur étudié, l'organisation des **circulations des eaux souterraines**, c'est-à-dire les échanges existant entre les eaux superficielles du fleuve, les eaux interstitielles de son sous-écoulement et les eaux phréatiques de la plaine alluviale. Ces circulations des eaux souterraines, invisibles à l'oeil nu, sont représentées sous forme de cartes, construites en utilisant des descripteurs biotiques et abiotiques du fonctionnement du sous-écoulement. Les rapports entre éléments chimiques antagonistes (sulfates/silice ou sulfates/alcalinité, par exemple) et les caractéristiques des communautés interstitielles (l'importance des organismes d'origine superficielle ou souterraine, la richesse taxonomique, ou encore le pourcentage d'espèces stygobies) se sont révélées essentielles à la constitution de ces cartes. Ces cartes des circulations souterraines intègrent les caractéristiques de la plaine alluviale (géologiques et géomorphologiques) et des aménagements que celle-ci a pu subir (modifications des écoulements des eaux souterraines, liées à la présence d'un barrage dans ce cas). Elles peuvent donc apporter des éléments indispensables au choix des localisations des stations d'échantillonnage pour toute étude du fonctionnement du sous-écoulement des cours d'eau.

Mais ces cartes ne donnent qu'une image statique du fonctionnement du sous-écoulement. Dans la **troisième partie** de ce travail, deux études s'attachant à la **dynamique des communautés interstitielles** sont présentées. La première de ces études concerne **l'effet des crues** sur la faune interstitielle. Cet effet varie en fonction de l'origine de l'eau circulant dans les sédiments. Trois stations ont été suivies au cours d'un cycle crue-étiage-crue : l'une est située dans une zone alimentée par des infiltrations d'eau superficielle, une autre dans une zone de sortie d'eau phréatique provenant de la rive ; enfin, une troisième est caractérisée par un mélange de ces deux types d'eau. Après la crue printanière, la plus grande partie des

organismes stygobies disparaît des trois stations étudiées ; ces organismes réapparaissent progressivement au cours de l'étiage. Les autres effets de la crue s'avèrent très différents selon la station étudié :

— dans la station alimentée par des infiltrations d'eau de surface, cette crue entraîne un **lessivage** des sédiments et un appauvrissement des communautés interstitielles. Au cours de l'étiage, la diversité et la densité du peuplement augmentent et les invertébrés qui le composent sont, pour la plupart, des organismes épigés fréquemment rencontrés dans le benthos du chenal, ou se développant dans des annexes plus calmes : les sédiments de cette station sont largement colonisés par les organismes vivant en surface.

— en revanche, dans les deux autres stations, alimentées partiellement ou entièrement par des eaux souterraines, un grand nombre d'organismes épigés, caractéristiques d'eau calme ou du benthos du fleuve, sont récoltés juste après la crue : ces stations fonctionnent donc comme des **pièges** pour la faune des annexes dérivant en surface et comme des **zones de stockage** pour les invertébrés benthiques du chenal. Pendant l'étiage, la diversité du peuplement diminue car cette faune piégée disparaît rapidement des sédiments. Les invertébrés stygobies deviennent plus abondants : ces deux stations sont colonisées préférentiellement par des organismes vivant en profondeur dans les sédiments.

La seconde de ces études porte sur un des effets des crues : le **déplacement des sédiments**. Deux stations ont été progressivement isolées du chenal vif des dépôts de graviers. Avec l'augmentation de la distance séparant les eaux courantes de surface et les sédiments étudiés, les caractéristiques chimiques des eaux interstitielles se transforment (augmentation de la charge en éléments dissous) ainsi que la structure des communautés interstitielles (diminution de la fraction épigée du peuplement et augmentation de l'abondance et de la diversité de la faune stygobie). La répartition spatiale de la faune interstitielle, tant épigée qu'hypogée, est donc dynamique.

Ces résultats démontrent que la prise en compte de l'origine et des circulations des eaux interstitielles est essentielle à la compréhension du fonctionnement du sous-écoulement des cours d'eau.

Dans la **dernière partie** de ce travail, les **Ostracodes Candoninae** stygobies sont étudiés d'un point de vue systématique, biogéographique et écologique. Quatre espèces ont été collectées dans la plaine alluviale du Rhône et de l'Ain à l'amont de Lyon : *Fabaeformiscandona wegelini, Pseudocandona zschokkei, Pseudocandona triquetra rhodanensis n. ssp.* et *Cryptocandona kieferi igneusensis n. ssp.* Des possibilités d'utilisation de ces espèces comme **descripteurs de fonctionnement** pour le milieu interstitiel des grands fleuves sont proposées.

Michel LAFONT. — **Contribution à la gestion des eaux continentales : utilisation des oligochètes comme descripteurs de l'état biologique et du degré de pollution des eaux et des sédiments.** Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard - Lyon I, soutenue le 14 mars 1989. — JURY : G. BONOMI, M.B. BOUCHE, M. BOURNAUD, J. JUGET, A.L. ROUX, J.L. VERREL.

Les travaux concernant les peuplements d'oligochètes présents ici sont le résultat d'une recherche pluridisciplinaire sur les écosystèmes aquatiques continentaux français (cours d'eau, lacs). L'accent a été mis sur l'impact écologique des rejets d'eaux usées.

Après un rappel de la problématique et des méthodes utilisées, une mise au point de systématique a été effectuée. Les trois chapitres correspondants font largement référence à des travaux déjà publiés (annexes I et V).

Les espèces d'oligochètes se caractérisent dans les eaux douces par une grande euryécie. Les affinités faunistiques entre les peuplements de différents bassins se révèlent très élevées, et dans la zone holarctique, on observe une banalisation des peuplements d'oligochètes. L'importance du milieu souterrain est soulignée comme voie de migration et en tant que réservoir d'espèces. Les formes d'eau douce actuelles trouveraient leur origine dans des espèces marines, qui auraient envahi les écosystèmes continentaux via les eaux souterraines (notamment les nappes phréatiques)

L'impact des activités humaines reste le principal facteur limitant l'extension des oligochètes au moyen d'analyses multivariées (ACPN, AFC régression multiple). Dans les cours d'eau (sédiments fins et grossiers), l'indice oligochète IOBS et le pourcentage de Tubicifidae sont confirmés en tant que descripteurs de l'impact du déversement d'eaux usées.

L'impact des activités humaines reste le principal facteur limitant l'extension des oligochètes. L'incidence écologique des rejets organiques ou toxiques a été étudiée au moyen d'analyses multivariées (ACPN, AFC régression multiple). Dans les cours d'eau (sédiments fins et grossiers), l'indice oligochète IOBS et le pourcentage de Tubicifidae sont confirmés en tant que descripteurs de l'impact du déversement d'eaux usées.

L'incidence de perturbations de nature hydraulique est mise en évidence dans les sédiments grossiers par la prise en considération d'espèces particulières.

Dans les lacs, il s'avère possible de définir un potentiel biologique ou métabolique de l'écosystème lacustre à partir d'un indice oligochètes. Cet indice, couplé avec l'examen des espèces peuplant la zone profonde, a permis de proposer une classification des lacs qui intègre également l'impact des rejets polluants d'origine humaine.

En conclusion, les rejets organiques et toxiques (facteurs défavorables), la présence d'une source de nourriture appropriée et le drainage des sédiments par un courant d'eau si minime soit-il (facteurs favorables) semblent prépondérants pour expliquer la distribution des oligochètes dans les écosystèmes d'eau douce (lacs, cours d'eau). En conséquence, les oligochètes constituent un groupe particulièrement intéressant pour apprécier l'impact des activités humaines sur les milieux continentaux.

L'ensemble des résultats est résumé sous la forme de fiches individuelles, établies pour chacune des espèces les plus fréquentes dans le présent jeu de données (annexe IV).

ANALYSES D'OUVRAGES

Alain LÉONARD. — **Les mutagènes de l'environnement et leurs effets biologiques**. Un volume relié 320 pages et 34 figures. Masson éditeur, Paris 1990. Prix : 250 francs. ISBN : 2-225-81834-7.

Cet ouvrage, rédigé par le directeur du département de radio-protection du centre de l'énergie nucléaire de Mol, en Belgique, traite de l'ensemble des polluants susceptibles de modifier le matériel génétique et d'avoir une action tératogène ou mutagène. Le premier chapitre, consacré aux polluants physiques, décrit les caractéristiques principales des rayonnements électromagnétiques ionisants et non ionisants, et des ondes mécaniques (ultra et infrasons, sons audibles). Le deuxième chapitre est une revue des principaux polluants chimiques, de leur importance et de leurs principales actions sur les organismes. Les trois catégories de polluants chimiques distinguées sont les pesticides, les métaux lourds et les substances qui sont utilisées comme solvants ou qui agissent sous la forme de vapeurs. Un chapitre est consacré aux polluants de l'alimentation. Deux chapitres très importants exposent l'un les bases théoriques de la génétique génotoxique et l'autre les tests dits «à court terme» qui sont utilisés pour détecter les propriétés génotoxiques (mutagènes ou cancérigènes) des polluants. Ces tests à court terme sont moins couteux et surtout plus rapides que les tests classiques qui peuvent prendre jusqu'à 3 ans. Les conséquences des effets génotoxiques sont décrites sous 3 rubriques : relations mutations-cancers ; effets héréditaires ; effets embryotoxiques et tératogènes. La législation et les normes de tolérance vis-à-vis de divers toxiques sont exposées. Le dernier chapitre traite des grandes catastrophes industrielles récentes (comme Tchernobyl, Windscale, Seveso, Bhopal, l'affaire de l'huile frelatée espagnole, etc.) et de leurs conséquences.

Cet ouvrage est remarquable. Il expose un sujet ardu d'une façon très claire en même temps que très complète ; il réunit sous une forme concise de nombreuses informations auxquelles le non spécialiste aurait difficilement accès. Voici un ouvrage qui sera utile à tous, d'autant qu'il ne semble pas avoir son équivalent en langue française.

R. DAJOZ

Ulrich SOMMER (éditeur). — **Plankton ecology. Succession in plankton communities**. Un volume relié 369 pages, 104 figures. Collection «Springer series in contemporary bioscience». Springer éditeur, Berlin et New York, 1989. Prix : 198 DM. ISBN : 3-540-51373-6.

L'originalité de ce livre consiste à utiliser le plancton comme un modèle pour tester quelques-unes des idées et des théories importantes dans le domaine de l'écologie des populations et des communautés. Le phénomène de succession écologique est particulièrement au centre des discussions. Les auteurs pensent et montrent que le rôle de la compétition a été injustement sous estimé et qu'il joue un rôle important en particulier dans le remplacement des espèces au cours de la succession ; la prédation et le parasitisme interviennent aussi. Le rôle des interactions biotiques dans les communautés est réhabilité et conduit à élaborer ce que «l'éditeur» du livre nomme une «écologie darwinienne du plancton». Les 9 chapitres du livre sont les suivants :

Towards a Darwinian ecology of plankton - Physical determinant of phytoplankton succession - The role of competition for resources in phytoplankton - The role of grazers in phytoplankton succession - The role of competition in zooplankton succession - The role of predation in zooplankton succession - Towards an autoecology of bacterioplankton - The role of grazing on bacteria in plankton.

R. DAJOZ

Annual review of ecology and systematics. — Volume 20, 1989. Un volume relié 477 pages. Prix : 38 $. Annual reviews Inc., Palo Alto, Californie. ISBN : 0-8243-1420-4.

Le rôle d'une collection comme Annual Reviews paraît particulièrement utile lors de la recherche d'une documentation sur un sujet particulier, étant donné la prolifération des livres et des revues. Dans le volume 20 de **Annual review of ecology and systematics**, les sujets suivants, d'intérêt écologique, sont traités :

— Environmental factors and ecological processes in boreal forests ;

— Environmental stresses and conservation of natural populations ;

— Nutrient dynamics and food web stability ;

— Analyzing body size as a factor in ecology and evolution ;

— Landscape ecology : the effects of pattern on process ;

— Food limitation of planktotrophic marine Invertebrate larvae : does it control recruitment success ?

— The role of optimizing selection in natural populations ;

— The ecology and evolution of intraguild predation : potential competitors that eat each other ;

— Induced plant responses to herbivory ;

— Measuring fitness and natural selection in wild plant population.

R. DAJOZ

Annual review of entomology. — Volume 35, 1990. Un volume relié 641 pages. Prix 42 dollars. Annual Reviews Inc., Palo Alto, Californie. ISBN : 0-8243-0135-8.

Vingt cinq articles sur des sujets très divers d'entomologie se trouvent dans ce volume. Beaucoup ont un intérêt pour l'écologiste. En voici les titres :

— Sir Boris UVAROV (1889-1970) : the father of acridology ;

— Scent and eversible scent structures of male moths ;

— Superparasitisme as an adaptive strategy for insects ;

— Ecology and management of the Colorado potato beetle ;

— Ecology and management of sweet potato insects ;

— Ecology and management of Arthropod pests of poultry ;

— Evolution of digestive systems of insects ;

— Environmental influences on soil Macroarthropod behavior in agricultural systems ;

— Properties and potential of natural pesticides from the neem tree *Azadirachta indica* ;

— Arthropods and other Invertebrates in conservation tillage agriculture ;

— Evolution of specialisation in insect Umbellifer associations ;

— Epizootiological models of insect diseases ;

— Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects : the experimental study of evolution in natural and agricultural systems ;

— Searching behavior patterns in insects ;

— Population biology of planthoppers ;

— Population dynamics of gypsy moth in North America.

R. DAJOZ

Acidic precipitation. Volume 2 : **Biological and ecological effects.** D.C. Adriano et A. H. Johnson (éditeurs). Un volume relié 368 pages et 47 figures, paru en 1989. Prix : 338 DM. ISBN : 3-540-97000-2.

Volume 3 : **Sources, deposition and canopy interactions.** S.E. Lindberg, A.L. Page et S.A. Norton (éditeurs). Un volume relié 332 pages et 69 figures, paru en 1990. Prix : 238 DM. ISBN : 3-540-97015-0

Volume 4 : **Soils, aquatic processes and lake acidification.** S.A. Norton, S.E. Lindberg et A.L. Page (éditeurs). Un volume relié 293 pages et 55 figures, paru en 1990. Prix : 238 DM. ISBN : 3-540-97026-6. Springer éditeur, Berlin et New York.

Les pluies acides représentent un phénomène dont l'importance a été perçue dans les années 1960. Les premiers effets de ces pluies ont été détectés dans le milieu aquatique puis vers 1980 des études ont suggéré une liaison des pluies acides avec le «dépérissement des forêts». Le phénomène des pluies acides est considéré par certains comme un élément du «global change» qui affecte la biosphère, concurremment avec le réchauffement du climat et la modification de la couche d'ozone. Ceci montre l'intérêt de ces volumes consacrés aux pluies acides.

Le volume 2 (**Biological and ecological effects**) traite des divers cas suivants : effets des pluies acides sur les arbres ; effets des pluies acides sur la productivité des sols ; effets des pluies acides sur les écosystèmes fluviaux et sur les écosystèmes lacustres ; effets des pluies acides sur les forêts en Amérique du Nord et en Europe ; effets des pluies acides sur les organismes des lacs et sur les microorganismes du sol ; enfin effets des pluies acides sur l'aluminium et sur sa toxicité, cet élément pouvant être mobilisé et passer dans les organismes. Ce volume 2 apparaît comme une synthèse très complète, source de documentation précieuse pour tous les types de milieux.

Le volume 3 (**Sources, deposition and canopy interactions**) est consacré essentiellement à l'analyse des processus qui se produisent dans l'atmosphère : identification des sources de polluants, transport et dépôt. Deux chapitres étudient plus particulièrement les variations survenues durant les 100 dernières années en Amérique du Nord en ce qui concerne les dépôts de métaux lourds (cadmium, mercure et plomb), et les modifications que les pluies acides subissent à leur arrivée au niveau de la voûte forestière et au cours du ruissellement qui les conduit au sol.

Le volume 4 (**Soils, aquatic processes and lake acidification**) est consacré en particulier à l'étude des mécanismes qui peuvent permettre à certains écosystèmes terrestres ou aquatiques de résister à l'influence des pluies acides et, à l'inverse, à l'étude des possibilités pour les écosystèmes de se reconstituer lorsque les apports de substances acidifiantes cesseront ou se réduiront. Les études sur la résistance à l'acidification sont menées au niveau du sol (une étude particulière est consacrée au cas de l'aluminium), des rivières et des lacs.

Nous avons déjà signalé dans le Bulletin d'Ecologie la parution récente du premier volume de cette série. Le cinquième et dernier volume est annoncé. L'ensemble constituera une mise au point de grande importance.

R. DAJOZ

J.D. MURRAY. — **Mathematical Biology.** Un volume relié 767 pages et 292 figures, paru en 1989. Collection Biomathematics texts n°19. Prix : 98 DM. Springer éditeur, Berlin et New York. ISBN : 3-540-19460-6.

Simon A. Levin, Thomas F. Hallan, Louis J. Gros (éditeurs). **Applied mathematical ecology.** Un volume relié 491 pages, paru en 1989. Collection Biomathematics texts n°18. Prix : 98 DM. Springer éditeur, Berlin et New York. ISBN : 3-540-19465-7.

Dans **Mathematical Biology** un large choix d'exemples est présenté pour montrer comment les méthodes mathématiques peuvent permettre de résoudre certaines questions. La construction de modèles mathématiques est au centre de l'ouvrage. Parmi ceux qui intéressent plus particulièrement l'écologie nous citerons :

— Les différents modèles relatifs à la croissance et à la dynamique d'une seule espèce ;

— Les différents modèles relatifs aux interactions entre deux espèces ;

— Les modèles qui font intervenir les structures (soit les structures spatiales soit les structures morphologiques) ;

— Les modèles qui traitent de l'épidémiologie ;

— L'intérêt de tous ces modèles est qu'ils ne sont pas seulement traités d'une façon théorique mais qu'ils sont presque toujours appliqués à des cas concrets.

Le volume **Applied mathematical ecology** est pratiquement un complément et une suite à un ouvrage précédent ayant

pour titre **Mathematical ecology** publié en 1986 dans la même collection. Les sujets traités se rapportent aux quatre rubriques suivantes : ressource management ; epidemiology ; ecotoxicology ; demography and population biology.

Les modèles présentés sont appliqués à des cas concrets très divers tels que l'exploitation forestière ou la pêche pour la rubrique resource management ; à la biologie des populations d'helminthes parasites ou à la propagation de la grippe pour la rubrique epidemiology ; au devenir des polluants chimiques en milieu aquatique pour la rubrique ecotoxicology.

R. DAJOZ

F.J. BRYAN. — **Stage-structured populations. Sampling, analysis and simulation.** Un volume relié 187 pages paru en 1990. Collection «Population and community biology series». Chapman et Hall éditeur, Londres. Prix : 37,5 livres. ISBN : 0-412-35060-2.

Beaucoup de populations animales (c'est en particulier le cas des insectes) sont constituées par des individus qui au cours de leur vie passent par des stades de développement bien définis morphologiquement. Ce sont des populations qualifiées de «stage structured». Cet aspect est souvent évoqué brièvement dans les livres consacrés à la biologie des populations. Ce livre est entièrement consacré à une revue des méthodes qui permettent d'obtenir les données relatives à la biologie de ces populations, et de les analyser. Un important chapitre reprend en particulier la méthode des «facteurs clés» de Varley et Gradwell. Quelques cas concrets sont finalement évoqués tels que la mouche *Lucilia cuprina* à partir des données classiques de Nicholson ou le Scolyte *Dendroctonus frontalis* qui est très étudié en raison de son importance économique.

R. DAJOZ

P. ALLEMAND. — **Espèces exotiques utilisables pour la reconstitution du couvert végétal en région méditerranéenne. Bilan des arboretums forestiers d'élimination.** Un volume 150 pages, paru en 1989. Prix : 140 francs. Editions de l'INRA, Versailles. ISBN : 2-7380-0177-7.

La destruction du milieu forestier dans la région méditerranéenne a conduit les chercheurs à rechercher des essences de reboisement adaptées au climat et aux sols de la région. De nombreuses essences exotiques (plus de 600 espèces) ont ainsi été testées durant dix ans dans divers arboretums. Une centaine d'espèces ont été retenues. Ce livre énumère les caractéristiques des esssences ainsi retenues (résistance à la sécheresse, au froid, aux parasites ; nature des sols) et apporte un guide aux organismes chargés du boisement. La liste des espèces à éliminer est aussi fournie ce qui évitera des erreurs dans le futur. On regrettera que l'aspect écologique de la question ne semble pas avoir été envisagée. Que peut-on penser de ce point de vue des plantations d'eucalyptus en région méditerranéenne ? La question mériterait d'être débattue.

R. DAJOZ

E. HUTZINGER (éditeur). — **The handbook of environmental chemistry.** Volume I, part E : **The natural environment and the biogeochemical cycles.** Un volume relié 192 pages et 66 figures, paru en 1989. Prix : 128 DM. Springer éditeur, Berlin et New York. ISBN : 3-540-15548-1.

Ce volume renferme quatre articles de synthèse. Le premier intitulé The **Thermodynamics of ecosystems** décrit les diverses propriétés d'un écosystème du point de vue de la thermodynamique. Le deuxième chapitre intitulé **Environmental systems** est pratiquement limité aux écosystèmes fluviaux et il montre en particulier ce que les nouveaux aspects et les nouvelles méthodes d'étude ont apporté de nouveau dans ce domaine. Le troisième chapitre est consacré aux mécanismes qui assurent d'une manière globale et à l'échelle de l'ensemble de la biosphère le transport de divers éléments polluants. Le dernier chapitre discute des propriétés physiques de l'atmosphère et des mécanismes possibles à l'origine d'un changement climatique global.

R. DAJOZ

S.A. BARNETT. — **Biology and freedom. An essay on the implications of human ethology.** Un volume 376 pages paru en 1988. Cambridge University Press. ISBN : 0-521-35316-5.

Man, in a word, has no nature,
What he has... is history !

Ortega y Gasset

Voilà une citation qui reflète bien l'idéologie du livre. Pourtant, je croyais que le Behaviorisme était mort... ! Dès les premières pages, les ton est donné quant il est fait honorablement référence à la République de PLATON. Il ne faut pas oublier, cependant, que la philosophie de cette fameuse République a été, beaucoup plus tard, le précurseur d'un certain manifeste, lequel, par la suite, est devenu le substrat d'une grande désillusion de notre temps. «**Self realization through creative work, writes an American political scientist, is the essence of Marx's Communism. I believe this is the most valuable and enduring element for Marx's thought. Perhaps, one day our descendants will see this principle effectively applied on a large scale**». Dommage pour Barnett mais la philosophie de son livre a été depuis rattrapée et balayée par le temps.

«**Freedom**» est une aspiration légitime de l'humanité, mais depuis la révolution néolithique, c'est-à-dire depuis 10.000 années d'évolution culturelle et la création des biens de production, l'espèce humaine n'a pas connu une seule journée de paix ! Or sans paix, il n'y a pas de liberté ! Pour comprendre un tel phénomène, unique parmi les êtres organisés, la biologie a essayé à travers les études éthologiques sur l'Homme, de décrypter les mécanismes régissant nos comportements sociaux. Il s'avère que malgré les différences subspécifiques et par delà les barrières culturelles, il existe un patrimoine génétique programmé et stable pour l'espèce. Ces universaux s'expriment en particulier à travers les comportements nonverbaux. Démontrés par un très grand nombre de travaux, ils sont d'une importance capitale, bien qu'une certaine catégorie de scientifiques ne veulent toujours pas admettre les faits (cf. **Man... has no nature**). Ainsi Barnett, qui pose la question presque d'une manière cynique — «**An infant smile. A species typical social signal of Homo sapiens ?**» — et met en doute les résultats des études sur la biologie du comportement chez l'Homme, tout en mélangeant sans cesse ce qui est propre à l'espèce et ce qui est acquis au cours de son évolution culturelle en tant que «Homme producteur». Ainsi «**The conven-**

tional age for weaning from the breast or bottle varies from about six weeks to three years». Faut-il rappeler que l'Homme a vécu la plus grande période de son évolution comme cueilleur-chasseur, un mode de vie paléolithique et par conséquent, la norme biologique de l'espèce humaine devrait être celle d'avant la révolution néolithique d'il y a 10.000 ans, dont le modèle nous est préservé par quelques sociétés de cueilleurs-chasseurs dans des écosystèmes refuges de notre globe.

Si nous voulons vraiment connaître et comprendre les mécanismes régissant nos comportements biologiques, même à l'intérieur d'une société avec un acquis culturel important, il est indispensable d'en savoir d'abord davantage sur le programme génétique de notre espèce. Notre liberté passe avant tout par la biologie, mais Barnett semble vouloir ignorer cet héritage, tout en prônant une certaine illusion dialectique — **«Such people accept communal living and a socialist economy as natural and normal»** — entre temps devenue caduque en elle-même.

Sans vouloir entrer dans les détails, qu'il me soit permis de rectifier quelques indications inexactes comme par exemple l'utilisation du feu par l'Homme non pas depuis 500.000 ans seulement, mais depuis 1.700.000 années déjà. Parmi les cueilleurs-chasseurs, la densité moyenne n'est pas de 1 personne pour 200 km^2, mais pour 3 à 5 km^2 seulement. La photo page 122 **«The ideal sociobiological woman»** avec stéatopygie typique ne montre pas une «San Bushperson» du Kalahari, mais une femme négride des Iles Andamans, ... etc... etc. !

Armin HEYMER

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE
VIE DE LA SOCIÉTÉ

SOMMAIRE

- Erratum
- Motion de la Société d'Écologie
- Conseil du 23 novembre 1989
- Assemblée Générale 1989 (8 février 1990)
- Conseil du 8 février 1990
- Conseil du 9 mars 1990
- Compte rendu de la réunion de Sheffield
- Appel de candidatures pour le Prix de la Société d'Écologie 1991
- Information

ERRATUM

En 1989, les «Journées de la Société d'Écologie», consacrées à l'écologie des parasites, ont été organisées conjointement avec la Société Entomologique de France. Une partie des conférences a été publiée dans le Bulletin d'Écologie (tome 20, fascicule 4), mais il a été omis de préciser que ces conférences ont été prononcées dans le cadre de Journées communes aux deux Sociétés. La Direction du Bulletin d'Écologie prie la Société Entomologique de France de bien vouloir l'en excuser.

MOTION VOTÉE À L'UNANIMITÉ AU COURS DE L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE DU 8 FÉVRIER 1990 SUR LE DÉVELOPPEMENT DE LA RECHERCHE EN ÉCOLOGIE

Regrettant l'insuffisance des moyens mis en France à la disposition de la recherche en écologie, la place de plus en plus réduite de cette science dans les programmes scolaires et universitaires, et constatant l'insuffisance de recrutement de véritables écologues, aussi bien à l'université que dans les grands organismes de recherche, la Société d'Écologie demande :

1 — la création de postes d'enseignants-chercheurs en Écologie à l'Université, notamment par une adaptation des procédures de recrutement au sein de la section 38 de l'Éducation Nationale ;

2 — la création d'une commission spécialisée en écologie au C.N.R.S avec recrutement de chercheurs écologues et soutien aux laboratoires et formations de terrain ;

3 — le recrutement de chercheurs écologues dans les autres organismes de recherche

En plus de l'action officielle de la Société d'Écologie chaque membre approuvant cette motion se doit de la diffuser autour de lui. Des actions individuelles ou collectives sont encouragées avec envois de pétitions aux ministères concernés :

— Ministère de l'Éducation Nationale
110, rue de Grenelle
75007 Paris

— Ministère de la Recherche et de la Technologie
1, rue Descartes
75005 Paris

— Secrétariat d'État à l'Environnement
14, Bd. du Général Leclerc
92524 Neuilly-sur-Seine

COMPTE-RENDU DE LA RÉUNION DU CONSEIL DU 23 NOVEMBRE 1989 (LYON)

La séance est ouverte à 17 h 45, sous la présidence de M. OZENDA.

Présents : Mme C. JEANSON, MM. G. BELLAN, M. BOURNAUD, J. CANCELA DA FONSECA, J.J. CORRE, R. DELPECH, Ph. LAGAUTERIE, H. MAURIN, P. OZENDA, G. PAUTOU.

ATTRIBUTION DU PRIX CHARLES SAUVAGE 1990

M. OZENDA donne lecture de la lettre de présentation adressée par M. BLANDIN en faveur de M. GHABBOUR et résume le contenu du dossier. M. CANCELA DA FONSECA et M. MAURIN appuient cette candidature. D'autres membres du Conseil regrettent d'entendre parler pour la première fois de ce candidat, mais personne ne s'oppose à la désignation de M. GHABBOUR.

ATTRIBUTION DU PRIX DE LA SOCIETE POUR 1990

Les membres du Conseil sont informés de la nécessité d'adresser, avant le 20 décembre 1989 au Secrétaire Général, des rapports sur leurs candidats comprenant un curriculum, le titre et la date de la thèse, la liste des autres publications éventuelles, les arguments du rapporteur ; le tout limité à quatre pages. Un vote par correspondance sera organisé.

PRÉPARATION DE L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE 1990

Les dates des 8 et 9 février sont adoptées, ainsi que l'ordre du jour proposé par le Secrétaire Général. Le problème des conférences scientifiques de ces journées est discuté, et la proposition de M. BLANDIN, que des exposés scientifiques soient faits par des membres du Conseil eux-mêmes, débouche sur quelques propositions émanant de MM. BELLAN, BOURNAUD et CORRE, éventuellement de MM. BLANDIN et OZENDA. Si le nombre de ces communications était trop faible pour occuper les deux journées, il est proposé que la réunion du groupe «Ecologie du Paysage», prévue en marge de l'Assemblée, soit intégrée dans celle-ci, ou, en cas de nécessité, que la durée prévue pour deux jours soit réduite

M. OZENDA donne lecture de la liste des membres du Conseil sortant qui devront être renouvelés lors de cette Assemblée et, parmi eux, de ceux qui sont rééligibles, ainsi que, pour information complémentaire, la liste des sortants de 1991.

DISPOSITIONS POUR LE FONCTIONNEMENT DU BULLETIN D'ÉCOLOGIE

● Le Conseil est d'accord pour reconnaître que les fonctions de Secrétaire Général et de Directeur du Bulletin sont trop lourdes pour un seul homme ayant par ailleurs son activité professionnelle, et que rien, dans les statuts, ne s'oppose à leur séparation ni à une désignation du Directeur du Bulletin sans aucune contrainte statutaire. Le Conseil est donc d'accord pour que M. BLANDIN, Secrétaire Général sortant début 1990, reste Directeur du Bulletin.

● La possibilité d'éditer le Bulletin par les moyens du Laboratoire d'Ecologie est longuement discutée. Après exposé des modalités techniques M. OZENDA exprime deux craintes : d'une part que la forme obtenue soit davantage celle d'une brochure que celle d'une publication imprimée et ne desserve le prestige du Bulletin ; d'autre part, que les autres partenaires qui partageront avec la Société d'Ecologie la possession et le temps d'usage du matériel nécessaire ne soient conduits un jour à se désengager ou, au contraire, à accroître leurs demandes, ce qui, de toute façon, mettrait le Bulletin en danger. Sur le premier point M. MAURIN dit être absolument certain que la présentation pourra être rendue identique à l'actuelle Sur le second point, plusieurs membres du Conseil proposent qu'une convention soit préparée indiquant la propriété, ou copropriété, du matériel, le partage du temps, le rachat éventuel en cas de désaccord des participants et la capacité de l'opération (maintien du nombre de fascicules annuels et du nombre de pages).

● Programme des publications de 1990. Il est prévu par le Directeur de la Publication que le fascicule 1 sera fait par la voie habituelle et contiendra des articles déjà acceptés. Un autre fascicule doit contenir les actes du colloque sur les milieux humides, organisé par M. LEFEUVRE qui a précisé, avant l'ouverture du Conseil, qu'il était toujours d'accord pour donner rapidement les textes et pour attribuer une subvention à la Société ; ce colloque pourrait être contenu dans le fascicule 2, et non 4. En effet, la réservation des fascicules 2 et 3 aux Actes du Colloque de Lyon soulève de sérieuses réserves et, d'un autre côté, l'un de ces fascicules pourrait être réservé aux éventuelles communications de l'Assemblée Générale 1990.

● Les propositions de M. BLANDIN, relatives à la politique éditoriale, dans la ligne de celle qui est suivie actuellement, ne soulèvent pas de problème, sauf les points suivants

— l'anonymat des réviseurs pourrait être maintenu, mais rendu facultatif,

— il est absolument nécessaire de constituer un comité de lecture international,

— il est proposé que le résumé anglais puisse être porté, si l'auteur le souhaite, à une longueur égale à dix pour cent de l'article.

CONGRÈS EUROPÉEN D'ÉCOLOGIE

M. BELLAN rend compte du colloque tenu à Sienne en Septembre 1989 et des propositions qui ont été faites pour que le colloque de 1992 soit organisé par la France. Deux propositions sont faites, l'une par Marseille (M. BELLAN) avec la coordination assurée de M. BONIN, l'autre par M. CORRE pour Montpellier. Le projet Marseille, semblant assez consistant, serait prioritaire, mais il est convenu que les deux propositions feront l'objet d'un projet précis qui sera soumis au prochain Conseil.

En outre, M. BELLAN fait part du projet de création d'une Fédération Européenne des Sociétés d'Ecologie, pour laquelle une première réunion constitutive aura lieu à Sheffield (G.B.) le 29 mars 1990.

La séance est levée à 19 h 30.

ASSEMBLÉE GÉNÉRALE 1989, DU 8 FÉVRIER 1990
salle de réunion du Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire Naturelle 45, rue Buffon — 75005 Paris

ORDRE DU JOUR

1 Allocution d'ouverture du Président
2 Proclamation du prix «Charles SAUVAGE»
3. Proclamation du prix de la Société d'Écologie
4. Rapport moral du Secrétaire général
5 Vote sur le rapport moral
6 Rapport financier du trésorier
7 Rapport des commissaires aux comptes
9. Fixation de la cotisation 1991
10. Résultats des votes pour le renouvellement du conseil
11. Questions diverses

L'Assemblée Générale s'est tenue le 8 février 1990, au Muséum National d'Histoire Naturelle, de 14 h 30 à 16 h 30, 24 membres sont présents.

La séance est ouverte par le Président M. OZENDA qui, après une brève allocution, donne la parole au Secrétaire Général pour la proclamation du Prix «Charles Sauvage». Après discussion lors du Conseil du 23 novembre 1989, puis consultation par correspondance de tous les membres du Conseil, il est proposé d'attribuer le Prix «Charles Sauvage» 1990 au Professeur Samir GHABBOUR, de l'Université du Caire.

PROPOSITION POUR LE PRIX «CHARLES SAUVAGE»

Le professeur Samir Ibrahim GHABBOUR de nationalité égyptienne, est titulaire de la Chaire de Biologie du Sol, au Département des Ressources Naturelles, Institut des Études et Recherches Africaines, de l'Université du Caire

Le seul intitulé de sa chaire ne donne qu'une idée partielle de l'activité scientifique du Professeur GHABBOUR. En effet, très préoccupé des problèmes d'environnement et de gestion des ressources naturelles des zones arides, le Professeur GHABBOUR s'est investi de façon remarquable dans l'organisation de programmes de recherches égyptiens et internationaux sur la connaissance et la gestion des écosystèmes arides.

Très tôt, il a été ainsi Consultant d'organismes internationaux, et organisateur pour certains d'entre eux de colloques et seminaires consacrés aux problèmes des milieux désertiques et arides de la région arabe. Son curriculum-vitae traduit cette intense activité

Au niveau égyptien, le Professeur GHABBOUR est membre des Comités nationaux UNESCO-MAB, SCOPE, UICN. Au niveau international, il est membre de plusieurs sociétés scientifiques, en particulier la British Ecological Society et la Société d'Écologie. Il est également membre des Comités éditoriaux de plusieurs revues, parmi lesquelles Ecologia Mediterranea.

Il est l'auteur de près de 70 publications en zoologie et écologie du sol, et d'autant de publications dans le domaine de la conservation des ressources naturelles et de la protection de l'environnement.

Il est l'auteur de près de 70 publications en zoologie et écologie du sol, et d'autant de publications dans le domaine de la conservation des ressources naturelles et de la protection de l'environnement.

Il a été lauréat de Prix décernés dans des pays arabes, pour son activité scientifique dans les sciences biologiques (Egypte) et dans le domaine de l'environnement (Koweit).

Le professeur GHABBOUR paraît devoir être retenu pour le prix Sauvage pour les raisons suivantes .

— il a remarquablement su faire le lien entre recherche fondamentale et recherche appliquée aux problèmes de gestion des ressources naturelles, ce qui est bien dans l'esprit du Prix Sauvage ;

— ce serait une nouvelle occasion pour la Société d'Écologie, de manifester sa volonté d'ouverture vers l'étranger, en particulier vers le monde méditerranéen ;

— nous apporterions notre soutien à un collègue francophone qui a toujours à coeur de maintenir les liens avec la communauté scientifique française, d'une part en étant membre de notre Société, d'autre part en venant régulièrement en France pour développer des collaborations, en particulier avec les spécialistes de l'écologie du sol du Muséum National d'Histoire Naturelle.

La proposition du Conseil est ratifiée unanimement par l'Assemblée.

Le Président redonne la parole au Secrétaire Général pour la proclamation du Prix de la Société d'Écologie. Après consultation du Conseil par correspondance, il est proposé d'attribuer le prix à Monsieur Renaud FICHEZ

PROPOSITION POUR LE PRIX DE LA SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

Monsieur Renaud FICHEZ, né en 1956, est titulaire d'une maîtrise d'Océanologie (1983), du D.E.A. d'Océanologie (1984) et a soutenu en 1989, devant l'Université d'Aix-Marseille II, une Thèse de Doctorat intitulée : *«Phénomènes d'oligotrophie en milieu aphotique. Étude des grottes sous-marines, comparaison avec les milieux profonds et bilans énergétiques»*.

Monsieur FICHEZ a développé une recherche complexe, faisant appel à de multiples techniques : échantillonnage et mesure de densité et de biomasse de peuplements de substrats durs et meubles, analyse de la composition biochimique de la matière organique particulaire et sédimentaire, analyse des pigments chlorophylliens, mesure du potentiel redox des sédiments, consommation benthique de l'oxygène, demande biologique en oxygène, métabolisme respiratoire, mesure des flux verticaux de matière particulaire et évolution du flux énergétique potentiel

L'auteur a précisé, dans les grottes sous-marines, l'appauvrissement de diverses composantes de la faune et démontré la conjonction d'un appauvrissement quantitatif et qualificatif de la matière organique vers les zones les plus reculées. L'évolution des sols nutritifs confirme en outre l'idée d'un temps de renouvellement important des masses d'eau. Au terme de son travail, Monsieur FICHEZ avance l'hypothèse d'une certaine similitude entre les milieux profonds et les grottes sous-marines. Sous certaines réserves, celles-ci peuvent offrir un modèle intéressant pour comprendre les processus d'exportation de matière et d'énergie depuis la zone productrice vers les systèmes profonds.

Ce travail, à partir duquel plusieurs articles ont été rédigés et sont actuellement soumis pour publication, par sa qualité d'ensemble, par sa démarche qui a su combiner diverses techniques in situ et au laboratoire, est un très bon exemple de recherche moderne sur le fonctionnement d'écosystèmes marins conduisant à des résultats d'intérêt général. C'est pourquoi le Conseil propose d'attribuer le Prix de la Société d'Écologie à Monsieur Renaud FICHEZ.

Cette proposition est ratifiée unanimement par l'Assemblée.

Le Président donne ensuite la parole au Secrétaire Général pour la lecture du rapport moral.

RAPPORT MORAL
(Le Secrétaire Général)

Mes chers Collègues,

Comme à l'accoutumée, je vous présente un rapide bilan de la vie de la Société pendant l'année écoulée

En 1989, les journées de la Société d'Écologie ont été consacrées à l'écologie des parasites. Elles ont été organisées par les Professeurs EUZET et RIOUX en collaboration avec le regretté Professeur PESSON et la Société Entomologique de France. Ce fut une excellente manifestation, suivie par un public particulièrement nombreux. Les conférences seront publiées pour une part dans le Bulletin d'Écologie, pour une autre par les soins de la Société Entomologique de France

La Société d'Écologie a participé au Symposium Européen de Sienne, à la préparation duquel elle avait collaboré, en particulier grâce à notre Vice-Président Gérard BELLAN. A Sienne, a été adopté le principe de la formation d'une Fédération Européenne des Sociétés d'Écologie, qui deviendrait notamment la structure organisatrice des Symposiums Européens. Des propositions ont été faites pour que le prochain soit organisé en 1992 par la France. Un dossier pourrait être présenté par Marseille.

Une autre manifestation importante a été le Colloque de Lyon, organisé par l'Association Française des Ingénieurs Écologues avec la collaboration de notre Société. Ce colloque marquait le 20ème anniversaire de la Société d'Écologie et le 10ème de l'A.F.I.E. Sa réussite est dûe une fois de plus à l'efficacité de nos collègues de l'A.F.I.E. Il faut les en remercier très vivement. L'importance du public, qui comprenait beaucoup de personnes travaillant dans les domaines d'application de l'ecologie, a montré combien est grand leur besoin d'échanges avec les chercheurs fondamentalistes. Nul doute que la Société d'Écologie doive continuer de travailler dans cette voie.

Le Conseil de la Société s'est réuni à deux reprises, à Paris et à Lyon. Il a en particulier réfléchi à l'évolution du Bulletin d'Écologie et aux conditions matérielles de sa publication. Des décisions avaient déjà été prises en 1988 en ce qui concerne la présentation des articles. Elles commencent à se traduire dans les faits, mais beaucoup de progrès restent à faire.

Le Conseil a adopté le principe d'une séparation des tâches de Secrétaire Général et de Directeur du Bulletin d'Écologie. L'expérience montre que les deux sont difficiles à mener de front de façon satisfaisante. Je l'ai personnellement ressenti pendant ces dernières années et j'ai acquis la conviction que le Secrétaire Général, s'il veut investir suffisamment dans l'animation de la Société et dans d'indispensables «relations publiques», ne doit pas en plus être chargé de la responsabilité d'une revue somme toute assez importante. La solution qui a été retenue, puisque je quitte le Secrétariat Général, est de continuer à me confier la responsabilité du Bulletin et d'en réorganiser le fonctionnement matériel. L'acquisition de moyens informatiques nous permettra de réaliser nous-mêmes la mise en page du Bulletin. L'operation sera utile à deux titres. Financièrement, nous devrions nous rapprocher de l'équilibre financier. Au plan pratique, le fonctionnement sera plus souple et la chaîne de production sera mieux maîtrisée qu'actuellement. Le travail sera organisé au Laboratoire d'Écologie Générale de Brunoy où il existe déjà une partie du matériel informatique. Une convention sera établie entre la Société d'Écologie et le Laboratoire.

Voici les décisions prises, qui seront mises en oeuvre prochainement. En outre le Conseil a souhaité que le comité de lecture soit international.

En ce qui concerne l'état du fichier de la Société, nous avons décidé de le clarifier en tenant compte de retards importants dans les cotisations et abonnements. Si en 8 ans nous sommes passés de 335 membres à 531, la mise à jour du fichier a conduit à rayer 46 noms. Par ailleurs, il y a également une baisse importante, entre 1989 et 1990 des laboratoires et collectivités à jour de leurs abonnements. Ce sont là des signes quelques peu inquiétants. Même si nous conservons un noyau solide de membres et d'abonnés, il faudra envisager une nouvelle politique de développement. C'est sur ces considérations qui appellent à la vigilance, pour que notre Societé tienne toujours une place importante dans la vie de notre communauté scientifique, que je terminerai, en vous remerciant, chers Collègues, de votre attention.

A l'issu de la discussion, le rapport moral est adopté à l'unanimité par l'Assemblée Générale.

Le Président donne ensuite la parole au Trésorier pour la présentation du rapport financier. Un tableau de présentation du bilan 1989 est distribué.

BILAN FINANCIER
(Le Trésorier)

Mes Chers Collègues,

Sur le budget 1989, nous avons eu à payer, en raison du décalage, 5 numéros du Bulletin d'Écologie représentant 672 pages, soit en moyenne 64 pages supplémentaires par numéro par rapport à ce qu'il avait été antérieurement convenu de servir aux abonnés (4 fascicules de 70 pages par an).

L'équilibre du Bulletin (coûts de publication/abonnements) doit être recherché, comme il a souvent été dit, à l'aide de subventions, notamment à l'occasion de numéros spéciaux ou d'actes de colloques. Il peut l'être aussi en réduisant les coûts de composition, maquettisme et impression.

Le capital en réserve a été amputé de 30.000 F environ pour assurer la publication du Bulletin, mais cette réserve reste encore à un niveau satisfaisant, d'environ 170 000 F.

Le nombre d'adhérents et d'abonnés est en baisse apparente du fait de l'épuration du fichier par retrait des fiches correspondant à des personnes n'ayant rien payé depuis 3 ans. Rappelons toutefois la croissance importante du nombre des membres de la Société depuis 8 ans.

Voici, chers Collègues, les points essentiels que je tenais à souligner.

Le Président donne ensuite la parole à M. YON, Commissaire aux Comptes, qui présente les excuses de M. DOCHE, Commissaire aux comptes, retenu par ses obligations à Grenoble, puis donne lecture du rapport :

Après une demande en date du 10 janvier, les livres de compte ont été mis à la disposition des Commissaires aux Comptes et Madame Gwenaëlle CHAVASSIEU (chargée du Secrétariat et de la comptabilité sous la responsabilité du Trésorier) a répondu aux diverses interrogations qui lui ont été adressées.

La comptabilité est tenu en recettes et en dépenses de manières claire et précise.

Les Commissaires aux comptes recommandent pour l'exercice 1990 :

— la tenue d'un livre pour le compte titre B.N.P. ;

— Une présentation des comptes conforme au plan comptabie, identifiant notamment les charges sociales et les produits financiers.

Ils vous proposent d'approuver les comptes pour l'exercice 1989.

Après discussion, le rapport financier est adopté à l'unanimité.

Le Président ouvre ensuite la discussion sur la fixation de la cotisation 1991. Il apparaît des pouns de vue assez divers. Le Secrétaire Général fait remarquer que la Société s'engageant dans une politique visant à maintenir le coût du Bulletin d'Écologie, il n'est opportun d'augmenter ni la cotisation, ni le prix des abonnements ; c'est également le point de vue du Trésorer. L'Assemblée, après discussion, décide de ne pas changer la cotisation en 1991, qu'elle restera maintenue à 100 F, ni le prix des abonnements. La question sera réétudiée à la prochaine Assemblée Générale pour la fixation des tarifs 1992.

Le Président fait ensuite afficher les résultats des votes pour le renouvellement du Conseil, dont 15 postes étaient à pouvoir. Les résultats ont les suivants :

nombre de votants : 122
nombre de bulletins blancs : 3
nombre de votes exprimés : 119

Ont obtenus et sont élus

MM.	CORRE	103 voix
	JOUVENTIN	100
	CANARD	99
	BONIN	98
MME	GIRARD	98

MM.	TESTARD	97
	LAZARE	96
MME.	BELLAN-SANTINI	92
	JEANSON	92
M.	GILLET	91
MME.	GARNIER-SILLAM	89
MM	ELKAIM	88
	JULVE	87
	CARTON	86
	GUELORGET	83

Ont également obtenu chacun une voix : MM. BARBAULT, BLANDIN, BLONDEL, BOUCHE, CHARLES-DOMINIQUE, DAJOZ, EUZET, FRONTIER, GUITTET, JUBERTHIE, LECOMTE, LEVIEUX, MME. PASSINI, MM. POITOU, ROCQUE, SPITZ, TREHEN, VIEIRA DA SILVA

Le président aborde alors le chapitre des questions diverses. A la suite des discussions suscitées par le rapport moral, notamment à propos de la présence de la Société d'Écologie à renforcer dans les débats actuels sur l'Écologie une motion, préparée par MM. FROCHOT, JOUVENTIN et LAGAUTERIE est présentée à l'Assemblée qui, après discussion, adopte à l'unanimité le texte suivant :

Regrettant l'insuffisance des moyens mis en France à la disposition de la recherche en écologie, la place de plus en plus réduite de cette science dans les programmes scolaires et universitaires, et constatant l'insuffisance de recrutement de véritables écologues, aussi bien à l'université que dans les grands organismes de recherche, la Société d'Écologie demande :

1 — la création de postes d'enseignants-chercheurs en Écologie à l'Université notamment par une adaptation des procédures de recrutement au sein de la section 38 de l'Éducation Nationale ;

2 — la création d'une commission spécialisée en écologie au C.N.R.S. avec recrutement de chercheurs écologues et soutien aux laboratoires et formations de terrain ;

3 — le recrutement de chercheurs écologues dans les autres organismes de recherche.

La création d'une Fédération Européenne des Sociétés d'Écologie est ensuite évoquée La Société Française se doit de proposer un lien et un thème pour le prochain Symposium Européen. Madame BELLAN-SANTINI présente le projet qui a été élaboré à Marseille, en concertation notamment avec M. BONIN. Le thème proposé : «les conséquences écologiques à moyennes et grandes échelles des grandes métropoles sur leur environnement», fait l'unanimité. La Société d'Écologie presentera ce projet à la réunion prévue fin Mars en Angleterre pour la formation de la Fédération Européenne.

Par ailleurs, sur proposition de M. AMIARD, le principe d'un colloque commun Écologie-Océanographie est retenu. M AMIARD accepte de prendre en charge la préparation de cette opération

Enfin, l'idée réaliser une plaquette de présentation de la Société d'Écologie est envisagée

L'ordre du jour étant épuisé, le Président lève la séance à 16 h 30.

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DU 8 FÉVRIER 1990

RAPPORT FINANCIER

Comptes du 01.01.1989 au 31.01.1989

COMPTE-COURANT C.C.P.

RECETTES		**DÉPENSES**	
Abonnements et ventes	136.711,37 F	Bulletin : impression et routage	209 046,46 F
Cotisations	32.830,00 F	Personnel (Salaire et charges)	53 050,01 F
Subvention	39.731,00 F	Fournitures, frais d'expédition	4 120,76 F
Dons	480,00 F	Frais de déplacement pour réunions	1.345,00 F
Remboursement T V.A.	5.885,00 F	Cotisation à la FFSPN	360,00 F
Transfert compte B.N.P.	28.000,00 F	T.V.A.	3.794,00 F
(vente de 2 SICAV)		Prix de la Société	1.000,00 F
Total Recettes	243 637,37 F	Frais de tenue de compte	5,00 F
		Total Dépenses	272.721,73 F
Avoir C.C.P. au 01 01 1989	54.868,98 F	Avoir C.C P. au 31.12.1989	25.784,62 F
Total	298.506,35 F	Total	298.506,35 F

COMPTE-COURANT B.N.P.

Solde créditeur au 08.01.1990. ..... 24.466,65 F

PLACEMENT :

15 SICAV «Natio-Sécurité» : ..... 170.122,95 F
(cours unitaire : 11.341,53 - valeur au 19.12.89)

CAISSE :

Avoir en liquide : ..... 131,00 F

Le Trésorier

Les Commissaires aux comptes :

COMPTE-RENDU DE LA RÉUNION DU CONSEIL DU 8 FÉVRIER 1990
Salle de réunion du Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 45, rue Buffon — 75005 Paris

ORDRE DU JOUR UNIQUE

Renouvellement partiel du Bureau

Présents : Mme BELLAN-SANTINI, MM. CANARD, CANCELA DA FONSECA, DELPECH, Mme GARNIER-SILLAM, MM. JOUVENTIN, JULVE, LAGAUTERIE, MAURIN, MULLER, OZENDA

Absents et excusés : MM. BARBAULT, BONIN, CARTON, CORRE, ELKAIM, GILLET, Mme GIRARD, MM. GRENOT, GUELORGUET, Mme JEANSON, MM. LAZARE, PAUTOU, RAMADE, TESTARD, TREHEN.

Le président ouvre la séance à 16 h 30 et demande à M. BLANDIN de rappeler les postes à pourvoir.

La discussion qui suit fait apparaître le besoin d'une prise en charge collective de l'ensemble des taches à assumer en vue d'une redynamisation de la Société, sachant que la direction du Bulletin d'Écologie est confiée à M. BLANDIN, ce qui permettra au nouveau Secrétaire Général de se consacrer entièrement au Développement de la Société.

Au terme de la discussion, la répartiton suivante est proposée :

Vice-Président : Mme BELLAN-SANTINI

Secrétaire-Général : M. JOUVENTIN,

Secrétaire Général adjoint : Mme GARNIER-SILLAM

Trésorer : H. MAURIN

Trésorer-adjoint : M. CANARD

Sont en outre proposés comme Chargés de mission :

MM. LAGAUTERIE et MULLER : relations avec le Secrétariat d'État chargé de l'Environnement

M. JULVE : relations avec les autres associations scientifiques.

Ces propositions sont adoptées à l'unanimité

M CANCELA DA FONSECA se propose d'aider le Directeur du Bulletin d'Écologie, ce qui est adopté à l'unanimité.

Il est décidé que le Secrétaire Général et un représentant de l'équipe proposant l'organisation du prochain Congrès Européen d'Écologie, se rendront en mars à la réunion de Sheffield pour représenter la Société d'Écologie

La prochaine réunion du Conseil est fixée au 9 mars 1990 au Muséum National d'Histoire Naturelle.

La séance est levée à 17 h 30.

COMPTE-RENDU DE LA RÉUNION DU CONSEIL DU 9 MARS 1990
Salle Lamark - Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier — 75005 Paris

Présents : M. BARBAULT, MME. BELLAN-SANTINI, MM. BONIN, CANARD, CANCELA DA FONSECA, CARTON, DELPECH, ELKAIM, MME. GARNIER-SILLAM, M. GILLET, MME. GIRARD, M. GRENOT, MME. JEANSON, MM. JOUVENTIN, JULVE, MAURIN, OZENDA.

Absents et excusés : MM. CORRE, GUELORGET, LAGAUTERIE, LAZARE, MULLER, PAUTOU, RAMADE, TESTARD, TREHEN.

Invité : M. BLANDIN

Le Président ouvre la séance à 13 h 30 et donne lecture de sa lettre au Directeur Général du C.N.R.S. accompagnant la motion sur le développement de la recherche en écologie

Le Secrétaire Général fait part de l'envoi le 12.02.90 de la motion aux revues scientifiques (ou non) et aux Ministères concernés (Education Nationale, Recherche et Technologie, Environnement).

Plusieurs réactions positives ont déjà été enregistrées qui s'inscrivent dans un mouvement général de réhabilitation de l'Écologie Scientifique en France dont la Société d'Écologie souhaite être le moteur.

En plus de l'action officielle de la Société d'Écologie chaque membre approuvant cette motion se doit de la diffuser autour de lui. Des actions individuelles ou collectives sont encouragées avec envois de pétition aux ministères concernés :

— Ministère de l'Éducation Nationale
110, rue Grenelle
75005 PARIS

— Ministère de la Recherche et de la Technologie
1, rue Descartes
75005 PARIS

— Secrétariat d'État à l'Environnement
14, Bd. du Général Leclerc
92524 NEUILLY-SUR-SEINE

Dans le même esprit deux projets de plaquettes de présentation de la Société d'Écologie sont discutés :

— un dépliant (en 3 volets, peu coûteux, réactualisable, à joindre au courrier, comprenant une formule d'adhésion) va être réalisé dans les prochaines semaines par une commission sous la responsabilité de Mme C. GIRARD, et composé en outre de MM. BELLAN, BLANDIN, JOUVENTIN.

— une brochure plus luxueuse et plus dense est à l'étude, elle sera examinée par une commission sous la responsabilité de Mme GARNIER-SILLAM et composée de MM. CANARD, CANCELA DA FONSECA, GILLET, JOUVENTIN.

Un projet d'émission de télévision présentant des exemples d'activités des membres de la Société d'Écologie a été proposé par H. MAURIN. Une commission placée sous la responsabilité de M. JOUVENTIN et comprenant M. CANARD, Mme JEANSON, M. MAURIN, est chargée d'examiner la faisabilité de ce projet.

La discussion sur les médias a été particulièrement fructueuse puisqu'elle a permis de définir le rôle de la Société d'Écologie. Sa vocation n'est pas celle d'un bureau d'étude mais d'un groupe de réflexion, de pression et d'information. Sa compétence se limite à l'écologie scientifique. Elle peut aussi constituer pour les demandeurs, un label en vue d'expertises ou un réseau d'informations afin d'aiguiller vers des équipes qualifiées.

Le Secrétaire Général et un délégué des laboratoires marseillais candidats pour organiser le prochain congrès européen, représentera notre Société à Sheffield, lors de la rencontre en vue de la formation de la Société Européenne d'Écologie. Après discussion le thème proposé pour cet éventuel congrès européen sera : « Milieux naturels et grandes métropoles». Un projet chiffré et détaillé sera présenté à Sheffield.

En vue de la publication du Bulletin d'Écologie, son directeur M. BLANDIN propose l'établissement d'une convention entre son laboratoire et la Société d'Écologie. Cette convention qui s'étendra jusque fin 1991 est approuvée par le Conseil.

Les commissaires aux comptes MM DOCHE et YON sont renouvelés dans leur fonction.

La séance est levée à 17 h

COMPTE-RENDU DE LA RÉUNION DE CONSTITUTION DE LA FÉDÉRATION EUROPÉENNE D'ÉCOLOGIE
SHEFFIELD, 29 MARS 1990

A l'initiative des Société Britanniques et Suédoises, une réunion préliminaire a eu lieu au congrès de SIENNE en vue de constituer une FÉDÉRATION EUROPÉENNE D'ÉCOLOGIE (comme son nom l'indique, son but n'est pas de se substituer aux Sociétés existantes mais de les coordonner en particulier en organisant des congrès et des projets de recherche européens). La réunion constitutive a eu lieu à Sheffield (G.B.) et la représentation française était constituée par la Vice-Présidente et le Secrétaire Général de la Société d'Écologie. Le principal résultat intéressant notre pays a été le choix de Marseille pour le premier congrès européen qui aura lieu en septembre 1992. La première réunion du Bureau (Président : Pr. BERRY) a eu lieu le 10 juin à Chizé ; il y a été décidé des thèmes du congrès et du montant de la quote part de chaque société. Des séminaires et des écoles d'été sont envisagés.

Pierre JOUVENTIN
Secrétaire Général de la Société d'Écologie
Vice-Président de la Fédération Européenne d'Écologie

PRIX DE LA SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE 1991
APPEL DE CANDIDATURES

Le Prix de la Société d'Écologie est destiné à honorer un jeune chercheur en écologie dont la Thèse de Doctorat a été particulièrement remarquée et dont l'activité scientifique se traduit déjà par quelques publications

Les candidatures doivent être proposées par des chercheurs ou Enseignants-chercheurs connaissant les travaux des candidats.

Elles seront examinées par le Conseil de la Société d'Écologie à sa session d'automne.

Le dossier de candidature doit comprendre le curriculum-vitae du candidat, un exemplaire de sa thèse et des copies de ses articles parus, sous-presse ou soumis pour publication, ainsi qu'un rapport d'une page de la personnalité présentant la candidature

Les dossiers doivent parvenir au Secrétariat Général avant le 15 octobre 1990, délai de rigueur

INFORMATION

Le nouveau conseil élu souhaite développer le volet «relations publiques» de la **Société d'Écologie**

I — Nous envisageons de publier une plaquette de 4 pages (en couleur sur papier glacé — 1 feuille double) présentant la fonction, la structure et les buts de la Société dans son ensemble.
(Nous recherchons des photos particulièrement représentatives des écosystèmes ou illustrant un thème précis)

Les membres intéressés pourront ensuite personnaliser leurs travaux par une ou plusieurs feuilles simples qu'ils inséreraient à l'intérieur de la plaquette.

Êtes-vous d'accord ? ... OUI NON

Pouvez-vous aider au financement de cette plaquette en l'achetant ?

OUI NON

× 10 ..... 150 F
× 100 ..... 1.200 F
× 1000 ..... 10.000 F

Toutes vos idées et initiatives à propos de cette plaquette seront les bienvenues
Donnez-nous vos conseils, sur une page séparée

II — Nous souhaiterions également développer notre volet «Experts», par la constitution d'un fichier Ce dernier permettra au Conseil de la Société, lorsqu'il est consulté, de proposer rapidement le nom d'un ou plusieurs spécialistes susceptibles d'établir un diagnostic dans un domaine précis

Pourriez-vous répondre aux questions suivantes et nous renvoyer rapidement ce document :

Nom :

Prénom :

Grade et fonction :

Équipe ou laboratoire de Recherche auquel vous appartenez :

Adresse :

Téléphone :

Domaine de recherche en quelques lignes + 6 mots-clés en caractères d'imprimerie :

Souhaitez-vous être consulté lorsqu'un problème précis «écologique» et/ou «environnemental» est posé ?

Dans votre région :	OUI	NON
Précisez laquelle :	OUI	NON
En France :	OUI	NON
Dans le monde :	OUI	NON

A retourner au Secrétariat de la Société d'Écologie

Le Secrétaire Général
P. JOUVENTIN

Le Secrétaire Général adjoint
E. GARNIER-SILLAM (ép. ZARLI)

Directeur de la Publication : P. BLANDIN
Fabrication COMPO-SCIENCE - 342.70 Les Mateiles
Commission Paritaire 50062

BIBL. DU MUSÉUM PARIS
BIBL. DES LABO. DE PHANÉROGAMIE PARIS

Le Directeur de la Publication : P. BLANDIN

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, «toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou des ayants-droits ou ayants-cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Photocomposition-Maquettisme, Ch. LHÉRITIER - **COMPO-SCIENCE**, 34270 Les Matelles
Impression **TECHNIC-OFFSET** — *Imprimé en France.*
Numéro d'inscription à la Commission Paritaire : 50062

INFORMATION

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

(prenant effet pour les textes soumis à partir du 1er janvier 1989)

Le **Bulletin d'Écologie** publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée, émanant des membres de la Société d'Écologie. Les articles des collègues étrangers peuvent être rédigés en anglais, allemand, italien ou espagnol.

La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages du **Bulletin**, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 1 à 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits seront fournis en **3 exemplaires** (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes), sous leur forme définitive. Ils devront être **entièrement dactylographiés** au recto de feuilles 21 × 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

— Le titre ;
— Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
— L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
— Le résumé en français et le «summary» en anglais, d'une vingtaine de lignes dactylographiées chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
— La traduction en anglais du titre, ainsi que sa traduction en français si l'article est écrit dans une autre langue ;
— Les mots-clés en français et les «key-words» en anglais ;
— Une proposition de titre courant, en français, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
— Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et de ceux des auteurs, soulignés de deux traits.

Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format du **Bulletin**, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Les **dessins originaux** seront fournis (et non les photocopies). Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 × 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968. — Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987. — *The niche in competition and evolution*. Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, J. & NATAF, L., 1982. — Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In* : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D., (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987. — *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes I : 320 p.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; **aucune correction d'auteur ne sera acceptée**. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).

Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Tous les manuscrit qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à deux lecteurs. Les textes proposés pour la Tribune, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

C/O Secrétariat Faune-Flore
57, rue Cuvier
75231 PARIS CEDEX
Tél. 336.54.22

C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

TARIF D'ABONNEMENT POUR LE TOME 21-1990

PARTICULIERS :	Cotisation	Abonnement	Total
FRANCE ET C.E.E.	100,00 F	275,00 F	375,00 F
AUTRES PAYS	100,00 F	350,00 F	450,00 F
Étudiants et Stagiaires étrangers en France	50,00 F	140,00 F	190,0 F
COLLECTIVITÉS :	H.T.	T.V.A. 2,1 %	T.T.C.
FRANCE	509,30 F	10,70 F	520,00 F
Agence et Libraires (remise 10 %)	458,37 F	9,63 F	468,00 F
ÉTRANGER	528,89 F	11,11 F	540,00 F
Agences et Libraires (remise 10 %)	476,00 F	10,00 F	486,00 F

IMPORTANT : *Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la* ***SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE.***